1884

Courchet



ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE DE PARIS

THÈSE

PRÉSENTÉE AU CONCOURS D'AGRÉGATION

(SECTION D'HISTOIRE NATURELLE ET PHARMACIE)

en Juin 1884

DU NOYAU

DANS LES CELLULES VÉGÉTALES ET ANIMALES

STRUCTURE & FONCTIONS

PAR

Lucien COURCHET

LICENCIÉ ÈS-SCIENCES NATURELLES

Chef des travaux à l'École supérieure de Pharmacie de Montpellier,

Né à la Garde-Freinet (Var)

MONTPELLIER

IMPRIMERIE CRISTIN, SERRE ET RICOME, RUE VIEILLE-INTENDANCE, 5

1884

ÉCOLE SUPÉRIEURE DE PHARMACIE

DE PARIS

ADMINISTRATION

MM. A. Chatin, Directeur, Membre de l'Institut.
Planchon, Bouis, } Administrateurs.
E. Madoulé, Secrétaire.

PROFESSEURS.	MM. Chatin	Botanique.
	A. Milne-Edwards.	Zoologie.
	Planchon	Histoire naturelle des médicaments.
	Bouis	Toxicologie.
	Baudrimont	Pharmacie chimique.
	Riche	Chimie inorganique.
	Le Roux	Physique.
	Jungfleisch	Chimie organique.
	Bourgoin	Pharmacie galénique.
	Marchand	Cryptogamie.
	Bouchardat	Hydrologie et Minéralog.
	Prunier, *Agrégé*	Chimie analytique. (Cours complément.)

Professeur honoraire: M. Berthelot.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. J. Chatin.
Beauregard.
Chastaing.
Prunier.

MM. Quesneville.
Villiers-Moriamé.
Moissan.

Maîtres de Conférences et Chefs des Travaux pratiques

MM. Léidié : 1re année....... Chimie.
Lextrait : 2e année........ Chimie.
Gérard : } 3e année. { Micrographie.
Bourbouze : } { Physique.

Bibliothécaire : M. Lemercier.

JUGES DU CONCOURS

MM. Chatin, Directeur de l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris.

A. Milne-Edwards, Professeur à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris.

G. Planchon *idem.*

Bourgoin *idem.*

Van Tieghem, Professeur au Muséum d'histoire naturelle.

Diacon, Directeur de l'Ecole supérieure de Pharmacie de Montpellier.

Jacquemin, Directeur de l'Ecole supérieure de Pharmacie de Nancy.

JUGES SUPPLÉANTS

MM. Baudrimont, Professeur à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris.

Marchand *idem.*

Beauregard, Professeur-Agrégé à l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris.

Chastaing *idem.*

SECRÉTAIRE

M. Madoulé, Secrétaire de l'Ecole supérieure de Pharmacie de Paris.

CANDIDATS

MM. Courchet.

Gay.

Gérard.

Thouvenin.

INTRODUCTION.

Le noyau cellulaire a été l'objet d'un nombre de travaux si considérable, qu'il serait téméraire à nous de vouloir en entreprendre l'histoire complète. Réunir en quelques pages les principaux faits relatifs à sa structure et à ses fonctions, résumer les opinions diverses qui ont eu cours dans la science, exposer aussi exactement que possible l'état actuel de nos connaissances et discuter les diverses opinions en présence sur les points en litige, et ils sont nombreux, tel est le but que nous nous proposons dans ce travail. Bien que le noyau soit connu depuis près d'un demi-siècle, sa nature et ses fonctions sont demeurées fort obscures jusque dans ces derniers temps; c'est à la date de quelques années seulement que le perfectionnement des instruments d'observation a fait faire à l'histologie végétale des progrès si rapides, qu'une véritable révolution s'est opérée dans les idées. Ce sont les découvertes nombreuses accomplies dans cette dernière période, qui nous serviront presque uniquement de base.

Nous rappellerons seulement en peu de lignes les travaux qui, depuis R. Brown, ont préparé l'éclosion des idées nouvelles. Un exposé long et aride des innombrables mémoires qui ont paru depuis le commencement de l'ère nouvelle nous eût paru inutile au début de ce travail, leur analyse devant être bien mieux placée et surtout bien mieux comprise dans chacun des divers chapitres auxquels ils se rapportent.

Nous diviserons notre sujet en trois parties: dans la première, nous étudierons le noyau au repos dans sa manière d'être vis-à-vis du contenu cellulaire, dans sa structure et

sa composition ; dans la seconde, nous entrerons dans le détail des phénomènes qui accompagnent la division chez les animaux et chez les plantes ; dans la dernière enfin, nous rechercherons quelle est la raison d'être du noyau dans la cellule, et les fonctions qu'il remplit dans les changements divers subis par cette dernière.

Indépendamment des noms d'auteurs et des titres d'ouvrages que nous avons indiqués en note chaque fois que nous l'avons cru utile, nous avons réuni dans un index bibliographique, les principales sources auxquelles nous avons puisé. Nous avons, de parti pris, négligé de citer beaucoup d'ouvrages importants, mais relativement anciens, le beau mémoire publié par Flemming, en 1882, donnant l'indication de tous les travaux publiés sur la question jusqu'à cette époque. Nous nous sommes attaché tout particulièrement à signaler les publications récentes, celles surtout qui n'ont été citées encore dans aucun traité d'ensemble.

DU NOYAU

DANS LES CELLULES VÉGÉTALES ET ANIMALES

STRUCTURE ET FONCTIONS



APERÇU HISTORIQUE.

C'est un Anglais, R. Hoocke, qui, vers 1619, découvrit la structure cellulaire des plantes. Un demi-siècle plus tard (1670), le célèbre Malpighi envoyait à la *Royal Society* son grand travail sur l'*Anatomie des plantes*, publié en 1675 et 1679. En 1682, parut l'*Anatomie of plants* de Nehemia Grew qui ajouta fort peu de chose aux découvertes de Malpighi. Ainsi que le firent plus tard Wolf, Mirbel, Unger, etc., il considéra les cellules comme creusées dans une masse homogène, erreur qui subsista longtemps encore dans la science. En 1833, R. Brown appela pour la première fois l'attention sur la présence fréquente du noyau dans la cellule (1), qu'il nommait alors *nucleus of the cell* et quelques années plus tard, en 1839, H. Mohl (2) décrivit déjà quelques phénomènes au sujet de la division nucléaire.

Au commencement de notre siècle, deux opinions étaient en présence au sujet de l'origine des cellules : l'une exprimée bien auparavant déjà par Grew et par Wolf, admettait leur naissance au sein d'une substance *organisatrice inter-*

(1) *Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideæ and Asclepiadeæ.*
(2) *Entwickelung der Sporen von Anthoceros lævis* (Linnæa).

cellulaire; elle était soutenue par Brisseau-Mirbel. Quant à l'autre, émise par Sprengel, défendue par Treviranus et Kieser, elle consistait dans l'idée singulière que les grains d'amidon représentent les rudiments de cellules nouvelles. Schleiden (1) vint tout à coup donner au noyau de la cellule un rôle des plus importants dans la genèse de cette dernière. Toute cellule naît d'un noyau et s'en détache latéralement sous forme d'une vésicule. Entre la membrane ainsi formée et le *germe de la cellule ou Cytoblaste,* s'accumule un liquide, la cellule se gonfle de plus en plus et le noyau qui l'a formée se détache enfin de la paroi pour flotter librement dans son contenu. Cette *théorie cellulaire* de Schleiden fut adoptée presque sans modifications par Schwann (2) en ce qui concerne les cellules animales. Pourtant les idées de Schleiden ne tardèrent pas à être ébranlées par les observations de H. Mohl, de Nægeli et de Unger, qui observèrent et découvrirent une multiplication des cellules par division, à côté d'une formation libre. Cependant on avait observé que toujours le cloisonnement était précédé de l'apparition de deux noyaux, fait qui fut mis hors de doute par Braun dans le *Spirogyra.*

Bien que, d'après ces idées nouvelles, le noyau fût déchu de la place importante à laquelle l'avait élevé Schleiden, on ne l'en considérait pas moins comme jouant un rôle manifeste dans la multiplication des cellules. Mais Pringsheim (3) déclara avoir constaté que les cloisons émanent de la paroi même des cellules, et émit des doutes sur le rôle prépondérant qu'on attribuait encore au noyau.

(1) *Beitr. zur Phytogenesis.*

(2) *Microscopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen.*

(3) *Pflanzenzelle.*

Hofmeister constata qu'au moment où la cellule va se diviser, son noyau primitif disparaît, mais à sa place il s'en montre deux autres, noyaux futurs des nouvelles cellules, entre lesquels se formera la cloison.

Nous arrivons aussitôt aux travaux de Strasburger qui ouvrent tout à coup un nouveau champ aux découvertes, et inaugurent une ère nouvelle pour la morphologie et la physiologie de la cellule, ère de synthèse qui resserre de jour en jour les liens entre tous les êtres vivants.

PREMIÈRE PARTIE

Le noyau considéré dans sa structure et sa composition

CHAPITRE I.

COUP-D'ŒIL GÉNÉRAL SUR L'ORGANISATION DE LA CELLULE.

Le noyau constituant une partie essentielle de la cellule ne saurait être étudié d'une manière isolée. C'est au milieu du protoplasma cellulaire qu'il grandit et se développe, c'est aux dépens de ce dernier qu'il augmente sa masse pour subvenir à la formation d'éléments nouveaux. S'il est des cas où le noyau paraît doué d'une existence propre, s'il peut accomplir certaines fonctions sans que le protoplasma cellulaire semble y prendre la moindre part, il en est d'autres où le protoplasma et le noyau sont dans une telle dépendance réciproque qu'on a pu croire jadis que ce dernier était l'organe essentiel de la cellule.

Il convient donc, au début de ce travail, de jeter un coup-d'œil rapide sur l'ensemble de la cellule vivante.

Depuis longtemps déjà on a reconnu dans la cellule jeune un contenu de nature albuminoïde, de consistance très variable, mais ordinairement visqueuse, formant une masse

tantôt hyaline, tantôt granuleuse. On s'est aperçu de bonne heure que c'est là l'élément essentiel de la cellule dont l'enveloppe n'est, en quelque sorte, que le squelette, et qu'on doit considérer cette substance comme la matière première de tout organisme. C'est pour exprimer cette idée que H. Mohl l'a désigné sous le nom de *protoplasma*, nom qui équivaut à celui de *sarcode* dont s'est servi Dujardin pour désigner le contenu de la cellule animale.

Soit que partant des degrés supérieurs de l'échelle organique, on arrive peu à peu jusqu'à ces êtres qui sont à la limite des deux règnes, soit qu'on analyse les tissus qui composent le corps de l'animal et de la plante jusqu'à leurs éléments les plus simples, on se trouve invariablement conduit à ce principe fondamental que les phénomènes essentiels de la vie sont partout les mêmes ; qu'ils ont partout leur siége dans une seule et même substance.

Si nous prenons pour exemple une cellule végétale que son autonomie à l'égard des cellules voisines rend plus facile à étudier, nous verrons le protoplasma remplir tout d'abord entièrement la cavité cellulaire. Au milieu même de sa masse, ou plus ou moins près de la paroi, se montre un corps de forme assez variable, sphérique, oblong ou lenticulaire, le *noyau*, contenant un ou plusieurs corpuscules remarquables par leur réfringence, les *nucléoles*.

A mesure que la cellule avance en âge, son contenu se modifie peu à peu. Des vacuoles de plus en plus considérables se creusent dans le protoplasma, et se remplissent d'un liquide ou *suc cellulaire*. Ces vacuoles grandissent, se fusionnent souvent et bientôt le contenu cellulaire se trouve divisé en deux régions, l'une centrale, enveloppant encore le noyau, l'autre périphérique, formant comme une sorte de seconde enveloppe en dedans de la membrane cellulosique ; les deux

régions ne sont plus en connexion l'une avec l'autre que par les traînées protoplasmiques qui ont persisté dans la partie moyenne de la cellule. Il arrive fréquemment aussi que ces trabécules se rompent d'un côté ; celles qui persistent encore, par suite d'un nouveau retrait, se contractent et se fondent bientôt dans le protoplasma périphérique, entraînant avec elles le noyau et son revêtement protoplasmique. Le protaplasma vivant peut ne plus former bientôt au dedans de la paroi cellulaire qu'une sorte de membrane tapissante ; c'est ce revêtement pariétal de protaplasma qui, par l'action déshydratante de certains réactifs, se sépare de la membrane cellulaire sous la forme d'une vésicule contractée, que M. Mohl a désignée sous le nom d'*utricule primordiale.*

Un protoplasma contenant un nucléus et au moins un nucléole, enveloppé lui-même en général par une membrane, tels sont les éléments qu'on a depuis longtemps observés dans la cellule.

Eberth (1), Marchi (2), Nussbaum (3), Gaule (4), Engelmann doivent être considérés, à juste titre, comme les précurseurs des importants travaux qui ont marqué ces quinze dernières années. Déjà en 1861, Brücke signalait la présence de stries délicates dans le protoplasma dont il soupçonnait la structure complexe. Quelques années plus tard, en 1865 et 1867, ces présomptions trouvèrent dans les travaux de Frommann une première confirmation. Ce n'étaient encore là pourtant que de simples hypothèses, et jusqu'en 1873, la structure intime de la cellule vivante fut à peine entrevue.

(1) G.-J. Eberth, *Zur Kenntniss der feineren Baues d. Flimmerepithelien.*
(2) *Beobachtungen über Wimperepithel (Arch. f. microsk. Anat.* vol. 2, 1866).
(3) *Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung.*
(4) *Das Flimmerepithel von Aricia fœtida.*

A cette époque, une révolution subite se produisit dans les idées, et comme il arrive à peu près toujours, dans des cas semblables, on tomba tout d'un coup dans un excès contraire à celui qui avait marqué la période précédente. On s'était accoutumé jusque-là à regarder la cellule comme possédant une structure très simple. Heitzmann lui attribua une complexité d'organisation que des travaux plus récents ne sont pas parvenus à confirmer. Les observations d'Heitzmann (1) ont porté sur les tissus de l'écrevisse, du triton, de l'homme même, et sur les cellules du *Cœlastrum*. Pour lui, le protoplasma et le noyau sont composés par une sorte de trame, formée elle-même d'une substance contractile. Les granulations anciennement signalées dans le protoplasma sont les nœuds de ce réseau, les points de rencontre des trabécules qui le constituent; et le noyau lui-même est le principal nœud de toute cette charpente. Ce dernier offre d'ailleurs en petit, dans sa structure, la représentation fidèle de toute la trame protoplasmique, et les nucléoles ne sont que des épaississements du réseau dont il est formé. Les mailles du réseau nucléaire et du réseau protoplasmique sont occupées par un fluide dépourvu de toute contractilité.

Etendant aux tissus les idées qu'il avait conçues sur la cellule, Heitzmann admit que tous les éléments d'un même tissu étaient en relation l'un avec l'autre par des trabécules protoplasmiques, de telle sorte que l'organisme tout entier aurait pu être considéré comme une masse de protoplasma partout en continuité avec elle-même. Il est aisé de comprendre que la manière dont Heitzmann concevait les tissus

(1) *Untersuchungen über das Protoplasma* (*Sitzb. der kais. Akad. der Wiss.* Wien, math.-nat. Cl. vol. 67, 1873). — *Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper*. (*Ibid*).

ne saurait s'appliquer aux végétaux; pour ce qui concerne la cellule, ces conceptions ont été vivement combattues par Flemming. Comme le fait remarquer ce dernier, Heitzmann ne tient aucun compte de la netteté avec laquelle le noyau se montre différencié au sein du protoplasma, ni de ses réactions spéciales. Nous verrons bientôt d'ailleurs que sa structure est différente, ainsi que l'ont démontré les récents travaux.

Cependant un certain nombre des idées émises par Heitzmann furent adoptées par Frommann dans son travail intitulé *Zur Lehre von der Structur der Zellen;* mais ce dernier n'avait en vue que les cellules à mouvements amiboïdes, et les cellules nerveuses ganglionnaires. Les auteurs qui, vers la même époque, s'occupèrent de la question, Kupfer (1) et Schwalbi (2) en particulier, furent unanimes à admettre, dans le protoplasma cellulaire, la présence de deux substances distinctes : l'une formant une sorte de réseau ou de trame, essentiellement vivante et contractile, à laquelle Kupfer donna le nom spécial de *protoplasma*, l'autre hyaline, remplissant les interstices laissés par la première, le *paraplasma*.

L'année suivante (1876), Strasburger (3) étudia la structure du protoplasma végétal et spécialement le protoplasma mobile des Myxomycètes ; il décrivit la structure fibrillaire de la couche membraneuse et il essaya d'établir une comparaison entre ses propres idées et celles de Heitzmann et de Frommann. Le résultat de ses recherches fut que le protoplasma cellulaire est composé de deux substances dont l'une est spécialement le siège des phénomènes vitaux et consti-

(1) *Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wierbelthieren* (*Arch. f. mik. Anat*,, vol 6).

(2) *Bemerkungen über die Kerne der Ganglienzellen* (*Jenaisch. Zeit* V. 10).

(3) *Studien über das Protoplasma* (*ibid*).

tue ce qu'il nomme *molécules protoplasmiques* ou *plastidules;* Flemming (1) et Schleicher (2) (1878), puis Klein (1879) démontrèrent, les premiers dans les cellules de cartilage, le dernier dans l'épithélium buccal du triton, une trame filamenteuse au sein du protoplasma.

Nous ne ferons que signaler les recherches nouvelles de Frommann (3) sur l'œuf du poulet et les cellules végétales (1880-1881), qui n'ont pas le noyau pour objet principal, mais qui confirmèrent les résultats acquis par leurs prédécesseurs. Vers la même époque, Ardoldt (1879) (4) et Schmitz (1880), reconnurent à leur tour, dans le protoplasma, une structure complexe. Stricker et Spiro, Sigismond Frend, etc. ajoutèrent aux idées conçues par les auteurs précédemment cités, des hypothèses nouvelles sur lesquelles nous nous ne croyons pas devoir insister, et nous arrivons tout de suite aux travaux plus récents de Flemming et Strasburger sur lesquels nous nous appuierons d'une façon toute spéciale, leurs résultats pouvant être considérés comme représentant l'état actuel de la science.

Les observations de Flemming (5) ont eu pour objet spécial les cellules des cartilages, du foie, les cellules nerveuses et glandulaires, les cellules de la nageoire caudale et des branchies des larves de salamandre, les tissus conjonctifs, les leucocytes, etc.

Strasburger a surtout étudié les cellules végétales. Dans son mémoire intitulé : *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung* (Bonn, 1882), ce botaniste complète et étend les résultats publiés

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Zell.* (*Arch. f. Mik.* vol. 16).
(2) *Die Knospenzelltheilung (ibid).*
(3) *Beobachtungen über Structur und Bewegungserscheinungen der Pflanzenzellen, Jena*, 1880.
(4) *Ueber feinere Structur der Zellen, etc.* (*Virch. Arch.* 1879, V. 77).
(5) *Zellsubstanz und Zellkern.*

dans ses précédents mémoires, et en particulier dans son livre classique intitulé *Zellbildung und Zelltheilung*. Nous nous contenterons, pour ce qui a trait à la cellule prise dans son ensemble, de résumer en quelques lignes les travaux de ces deux observateurs.

Le protoplasma cellulaire est composé de deux substances: l'une, très réfringente, apparaît sous forme de filaments; l'autre, douée d'un indice de réfraction moins considérable, occupe les interstices laissés par la première. Pour Flemming, il n'est pas certain que ces filaments, ce *protoplasma*, dans le sens que Kupfer attachait à ce mot, constitue un véritable réseau; cette structure, en effet, est d'une observation délicate, et il faut se tenir en garde contre les apparences trompeuses que peut faire naître l'emploi des réactifs. Si l'on considère, en outre, que cette structure peut être différente non seulement pour des cellules voisines, mais encore, dans certains cas, dans les diverses parties d'une même cellule, on comprendra qu'il est difficile d'établir sur ce point une loi générale. Le noyau se montre avec un contour très distinct et nous verrons bientôt qu'une membrane délicate le sépare du protoplasma cellulaire. Les nucléoles sont différenciés à l'égard du noyau, comme ce dernier l'est vis-à-vis du protoplasma. Le noyau et le protoplasma laissent voir une structure analogue, l'un et l'autre étant constitués par une trame spéciale formée d'une matière plus réfringente, et d'une substance fondamentale dans laquelle sont englobés les filaments protoplasmiques et nucléaires.

Strasburger donne le nom de *protoplasma* à toute la matière protéique vivante de la cellule, quel que soit l'aspect sous lequel elle se présente; il comprend donc sous cette dénomination, non seulement ce que Kupfer désignait par le

même nom, mais encore le noyau et même les chromatophores dont l'activité se manifeste souvent d'une façon évidente; il en exclut par contre ces grains protéiques inertes que l'on trouve ailleurs désignés sous les noms de *leucites inactifs* et d'*aleurone*. Il y a donc lieu de distinguer un *protoplasma cellulaire* ou *cytoplasma* et un *protoplasma nucléaire* ou *nucléoplasma*; enfin, un *chromatoplasma* ou matière protéique des chromatophores. Sous ces trois formes, le protoplasma se montre composé de deux substances:

1° Une matière fondamentale hyaline, ou *Hyaloplasma*;
2° Des corpuscules ou *microsomes* englobés dans cette dernière. Le suc aqueux qui remplit les mailles du protoplasma est désigné par Strasburger du nom de *Chylema*, et il y a lieu de distinguer ainsi un *cytochylema*, un *nucléochylema* et un *chromatochylema*. Ce liquide est souvent difficile à distinguer du contenu aqueux qui remplit les vacuoles du protoplasma.

L'œuf des animaux, au moment où il vient de se former, l'*œuf primordial* ou *protovum* des zoologistes, n'est qu'une cellule sans enveloppe propre, constituée par un protoplasma ou *vitellus de formation*, dans lequel on observe un noyau et un nucléole. Dans ce cas particulier, le noyau a reçu le nom de *vésicule germinative* ou de *Purkinje*, le nucléole celui de *tache germinative* ou *tache* de *Wagner*. Cette composition très simple se retrouve toujours dans l'œuf primordial et il est susceptible d'être fécondé sans acquérir une structure plus compliquée. Mais chez le plus grand nombre d'animaux des parties secondaires viennent s'y adjoindre.

Tel est en premier lieu le *vitellus nutritif* ou *deutoplasma* de Van Beneden qui, ainsi que son nom l'indique, est destiné à nourrir la partie qui, dans l'œuf, doit directement former l'embryon. Telle est encore la *membrane vitel-*

line, dont l'épaisseur est assez considérable et qui se montre traversée chez un grand nombre d'animaux par de fins canalicules. Enfin, d'après Balbiani, à un moment donné, on verrait naître par bourgeonnement de l'une des cellules épithéliales qui entourent l'œuf dans la vésicule de Graaf, une *vésicule dite embryogène* qui déprimerait en un point la membrane vitelline pour pénétrer dans le protoplasma. Cette vésicule avait été observée par Wittich, Siebold et Carus dans l'œuf des Arachnides, par Burmeister chez le *Branchipus paludosus*, par Gegenbaur chez le Torcol. Balbiani décrit cette vésicule comme une véritable petite cellule, pourvue d'un nucléus et d'un nucléole, et il lui assigne un rôle physiologique très important.

La vésicule embryogène, en pénétrant dans l'œuf, lui communiquerait la faculté de commencer son évolution avant l'arrivée de l'élément fécondateur mâle. Balbiani décrit ce phénomène sous le nom de *fécondation anticipée* ou *préfécondation*. Dans la plupart des cas, cette faculté s'épuiserait promptement, si l'arrivée des spermatozoïdes ne venait la compléter; dans d'autres, la préfécondation suffirait seule pour que l'œuf parcourût toutes ses phases évolutives et pour que l'embryon fût définitivement formé. Il y aurait alors parthénogénèse.

Nous ne nous étendrons pas davantage sur ce sujet. Il nous suffit de montrer ici que l'organisme composé lui-même de cellules, dérive en dernière analyse d'une cellule essentiellement semblable aux autres.

CHAPITRE II.

PRÉSENCE OU ABSENCE DU NOYAU. — SA FORME GÉNÉRALE. — MOUVEMENTS ET CHANGEMENTS DE FORME AUXQUELS IL EST SOUMIS DANS LE PROTOPLASMA. — CELLULES A PLUSIEURS NOYAUX.

L'absence de noyaux dans la cellule, soit animale, soit végétale, doit être considérée comme une véritable exception. Il faut, d'ailleurs, se garder de conclure à l'absence de noyau dans une cellule, d'après un examen superficiel; il est des cas où il est très peu visible au sein du protoplasma, et où il est même presque impossible de l'apercevoir dans la cellule vivante. Telles sont, par exemple, les cellules de la cornée et du cristallin, les cellules épithéliales de plusieurs organes chez les larves de salamandre, celles des feuillets branchiaux en particulier, et de l'épithélium vésical de ce batracien. Parfois les noyaux ne deviennent distincts que quand les cellules qui les contiennent sont arrivées à un âge déterminé; c'est ainsi qu'en prenant certaines précautions et en faisant usage de grossissements convenables, on a pu constater leur présence dans les globules rouges du sang des amphibiens; il en est de même pour certains leucocytes dont les noyaux ne se montrent qu'après l'action de l'acide acétique. Il est à remarquer que quelques-uns de ces derniers sont presque uniquement constitués par un gros noyau à peine revêtu d'une mince couche de protoplasma, ce qui a pu induire en erreur. Dans quel-

ques cas seulement, il paraît possible d'affirmer qu'il n'existe dans la cellule aucun noyau. Pour ce qui a trait aux tissus animaux, il en est chez lesquels le noyau n'a qu'une existence éphémère. Très facile alors à constater dans la cellule jeune, il disparaît entièrement dans la cellule adulte; tel est le cas des globules rouges du sang chez les mammifères, des cellules de certains tissus cornés, épidermes, cellules aérifères de la moelle, des plumes, etc. Ailleurs, le noyau ne se montre à aucun âge; certains protozoaires nous offrent des exemples remarquables de ce genre. C'est ainsi, par exemple, que d'après M. Hæckel (1), l'*Actinophrys sol* dont le corps est une simple cellule nue, peut accomplir les diverses phases de son existence sans posséder jamais de noyau. Chose assez singulière et qui n'est pas sans importance au point de vue physiologique, la même espèce présente des individus pourvus d'un noyau très distinct au milieu de leur sarcode, sans qu'on puisse observer une modification quelconque dans les phénomènes biologiques qui s'y accomplissent.

Faisons remarquer cependant, que la substance nucléaire peut être en quelque sorte diffuse dans tout le protoplasma cellulaire dont chaque partie est alors le siège de phénomènes localisés ailleurs dans le noyau. Dans les cellules de la levûre de bière, on est parvenu à démontrer la présence de particules très nombreuses, mais très disséminées, présentant toutes les réactions de la substance nucléaire; il est possible que cette dernière soit dans d'autres cas, réduite en granulations trop petites pour pouvoir être aperçues, ou même dissoutes dans le protoplasma.

(1) *Biologische Studien; Studien über Moneren und anderen Protisten*, 1870.

Le règne végétal nous offre d'ailleurs quelques exemples de cellules absolument privées de noyaux. Ainsi, dans un grand nombre de Chroococcacées, de Nostocacées, d'Oscillariées, Schmitz n'a pu découvrir le noyau, bien qu'il ait employé les moyens d'observation les plus puissants ; il vit à sa place quelques granulations isolées qui se comportaient absolument comme la substance nucléaire au point de vue chimique.

La forme du noyau est généralement arrondie ; elle peut cependant offrir des modifications assez nombreuses. Ce corps est, en effet, disciforme chez les Algues du groupe des Conjuguées ; il peut être ailleurs lenticulaire, plan-convexe, parfois allongé en bâtonnets (noyaux de certaines cellules musculaires). On en a même observé de forme ramifiée ou anguleuse ; mais dans ce dernier cas, les angles sont toujours arrondis. Leydig, dans les cellules mucipares des téguments des batraciens, et Flemming (1), dans les cellules épithéliales de la Salamandre, ont signalé des noyaux pourvus d'angles rentrants et comme lobés ; au reste, la forme du noyau est parfois sujette à varier lentement dans une seule et même cellule. Des phénomènes de ce genre ont été signalés dans les deux règnes.

Chez les végétaux, ces changements de forme du noyau dans la cellule adulte sont liés à de singuliers mouvements de translation qu'il effectue dans le protoplasma. Ce double phénomène a été spécialement étudié par M. Hanstein (2) ; cet observateur a pu se convaincre que ces mouvements ne pouvaient pas être simplement considérés comme un transport passif du noyau par les courants protoplasmiques. Cet observateur a étudié spécialement, à ce point de vue, les poils

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Zelle.*
(2) *Bewegungserscheinungen des Zellkerns (Bot. Zeit. 1872)*

de *Martynia*, de *Cnicus*, de *Tradescantia*, le parenchyme de certaines Phanérogames, telles que *Dalhia*, *Aster*, *Cucurbita*, *Pistia*. Les poils de Cucurbitacées et de Composées sont particulièrement favorables à ce genre d'observation. Dans des cellules adultes déjà, c'est-à-dire qui n'ont plus, pour atteindre leur état définitif, qu'à s'étendre en volume, le noyau apparaît souvent tout d'abord au centre entouré d'une zone de protoplasma reliée elle-même au protoplasma périphérique par des lames de la même substance; mais bientôt on le voit se déplacer d'un mouvement tantôt lent, tantôt rapide; il traverse souvent de part en part la cavité cellulaire, et on le voit parfois s'accoler contre la paroi et ramper pendant un certain temps le long de cette dernière pour revenir plus tard au milieu de la cavité cellulaire. Sa marche est souvent irrégulière et interrompue par des intervalles de repos plus ou moins considérables. La cause de ces mouvements ne saurait être uniquement attribuée aux courants qui parcourent en divers sens la masse protoplasmique; car, d'après M. Hanstein, en premier lieu, la masse du noyau est trop considérable relativement à celle du protoplasma en mouvement dans lequel il flotte pour qu'il puisse être entraîné, et en second lieu, la direction que suit le noyau n'est pas toujours la même que celle des granulations protoplasmiques au milieu desquelles il se meut On le voit parfois traverser les courants qui se croisent en tous sens autour de lui, ou qui lui sont même directement opposés.

Pendant ces migrations, le noyau change lentement de forme, et montre une tendance à s'allonger dans le sens même de son mouvement.

De son côté, Flemming a constaté de légers mouvements dans le noyau cellulaire chez les larves de Salamandre; des phénomènes du même genre ont été aperçus par Schleicher dans les cellules du cartilage, par Strickers chez certains

leucocytes, par Weissmann dans l'œuf du *Rhodites rosæ*, par Brandt (1) dans celui de l'*Ascaris nigrovenosa*. Sont-ce là les manifestations d'une contractilité inhérente à la substance nucléaire elle-même, ou bien ces mouvements sont-ils simplement le résultat des phénomènes physico-chimiques qui s'accomplissent par l'action réciproque du noyau et du protoplasma ? Il n'est nullement invraisemblable que des courants osmotiques traversant la membrane que nous verrons tout à l'heure exister à la périphérie du noyau ne puissent opérer des déplacements de ce genre. Toutefois Hanstein s'exprime, à ce sujet, avec beaucoup de réserve. Flemming (1), sans refuser absolument au noyau toute contractilité, n'est pas moins prudent en ce qui concerne les tissus animaux. Alors même que la cellule tout entière consiste presque uniquement en un noyau, comme on en observe parmi les leucocytes, il n'est pas démontré, selon lui, que les mouvements observés dans les cellules de ce genre et que Weissmann qualifie d'*amiboïdes*, ne soient pas dus à une faible quantité de protoplasma contractile contenu dans les anfractuosités du noyau. Nous aurons à décrire en détail les changements remarquables dont l'intérieur même du noyau est le siège ; mais ces mouvements internes se lient étroitement aux phénomènes qui président à sa division, et leur examen aura sa place dans une autre partie de ce travail.

Jusqu'à ces dernières années on s'était habitué à considérer la présence d'un seul noyau, dans les cellules végétales, comme une règle invariable. Cette idée était si bien édifiée en principe dans l'esprit des botanistes, qu'on regardait cette unité comme un des critériums essentiels du noyau.

(1) *Ueber die Eifurchung der Ascaris nigrovenosæ*, 1876.
(1) *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*, p. 98.

Cependant R. Brown avait entrevu déjà deux noyaux dans les cellules du stigmate du *Bletia Tankervilliæ*, mais il ne paraît pas en avoir nettement reconnu la nature. Meyen, en 1833, aperçut à son tour plusieurs nucléus dans les cellules allongées ; mais le terme de *nucléus* est pris par ce botaniste dans un sens si peu précis, qu'on ne sait s'il a voulu réellement désigner par là de vrais noyaux cellulaires. Endlicher et Unger n'ont fait que répéter ce qu'avait dit Meyen, et M. Nægeli, en 1844, déclare n'avoir jamais vu dans les cellules qu'un seul noyau, à l'exception de celles qui sont en voie de se diviser. Il est aisé de comprendre, d'ailleurs, que d'après les théories de Schleiden sur la production des cellules, idées qui ont longtemps régné dans la science, la présence de plusieurs noyaux dans une cellule devait être nécessairement considérée comme une anomalie. Ainsi que le fait remarquer M. Treub, dans les ouvrages de H. Mohl, Pringsheim, Dippel, Hofmeister et Sachs, il n'est jamais question que du *noyau*. Enfin, dans son ouvrage sur la formation et la division des cellules, Strasburger (à propos des cellules de *Cladophora* qui, nous le verrons tout à l'heure, constituent un des meilleurs exemples de cellules plurinucléées), dit très nettement que le nombre multiple des amas hémisphériques qu'on y observe suffit *pour démontrer que ce ne sont point là des noyaux.*

Les quelques exceptions signalées alors à cette loi générale se rapportaient à des grains de pollen (Nægeli, Hartig, H.-G. Reichenbach, Strasburger et Elving). Strasburger disait avoir remarqué que dans le pollen des Conifères, on apercevait deux noyaux dont l'un était enfermé dans une petite cellule végétative, mais celle-ci, perdant plus tard son autonomie, les deux noyaux demeuraient libres dans la grande cellule. Elving avait reconnu que le noyau peut se diviser dans une cellule, sans que cette dernière entre en

voie de cloisonnement. MM. Juranyi et Strasburger ont reconnu un phénomène semblable à l'extrémité du tube pollinique chez les Gymnospermes.

Enfin, MM. Nægeli, de Bary, Pringsheim, Strasburger, avaient constaté parfois dans les Algues des cellules à plusieurs noyaux.

On connaît actuellement un grand nombre de cas où il existe normalement plusieurs noyaux, même plusieurs centaines de noyaux dans une seule et même cellule. Nous aurons à revenir assez en détail sur les cellules polynucléées à propos de la division du noyau. Il nous suffira donc de donner ici quelques exemples qui trouveront leur complément dans la seconde partie de ce travail.

Dès 1872, F. Schmitz reconnut la vraie nature des amas protoplasmiques observés déjà par Strasburger dans certaines Algues, mais auxquels ce dernier (1) refusait alors le nom de noyaux cellulaires. M. Schmitz reconnut, à l'aide de réactifs, que ce sont bien là de vrais noyaux. Dans un mémoire plus récent (2), le même botaniste décrivit avec soin la disposition des noyaux chez les Siphonocladiées ; les nucléus y sont disposés d'une façon très régulière, de sorte qu'il y a entre eux des distances à peu près égales. Nous verrons, dans une autre partie de ce travail, comment, d'après le même auteur, se multiplient les noyaux multiples des cellules du *Valonia* (3). Les noyaux des Siphonocladiées ne se montrent parfois qu'après l'action de l'alcool et d'un réactif colorant tel que le carmin ou l'hématoxyline, ce qui explique comment ils sont demeurés si longtemps inaperçus. La formation des zoos-

(1) *Ueber grüne Algen aus dem Golf v. Athen.*

(2) *Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen.*

(3) *Festsch. der natur. Gesell. zu Halle*, 1874.

pores chez les Thallophytes, bien étudiée et décrite par Treub et Strasburger en particulier, nous offrent aussi des exemples remarquables de cellules à nombreux noyaux; on voit, dans chaque sporange, le protoplasma se condenser autour de noyaux libres et dérivant, par division répétée, du noyau primitif. Chaque zoospore se trouve définitivement formé d'une portion de la substance de la cellule mère enveloppant un des noyanx. La présence de plusieurs noyaux dans la cellule est donc ici purement transitoire.

M. Treub avait constaté chez les Phanérogames déjà la présence accidentelle de deux noyaux dans des cellules ordinaires, telles que les grandes cellules du *Cereus quadrangularis*, du *Tradescantia hypophœa*. Dans la moelle de l'*Ochrosia coccinea*, on trouve de longues cellules contenant de cinq à huit noyaux. Cependant ce ne sont là peut-être que des exceptions plus ou moins fréquentes; il n'en est pas de même pour les cellules gigantesques qui constituent les réservoirs à latex et les fibres libériennes de certaines familles (1). (Asclépiadées, Apocynées, Morées, Euphorbiacées.) M. Treub a reconnu que la multiplicité des noyaux dans ces éléments doit être considérée comme la règle. Ces cellules atteignent, on le sait, une très grande longueur, et l'auteur du mémoire fait remarquer que cette longueur n'est peut-être pas sans influence sur le nombre des noyaux; mais cette influence est loin pourtant d'être absolue; car, on rencontre de très grandes cellules qui n'ont qu'un seul noyau; tels sont les longs poils unicellulaires insérés sur les segments intermédiaires des ovaires des *Phalenopsis*, certaines cellules de *Philodendron pinnatifidum*

(1) *Sitzb. der niederrh. Gesellsch.* 4 août 1879. — *Arch. néerl.*, *t.* xv, 1880. Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales, 1878. — Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux, 1880.

les grandes cellules à suc propre de *Aloe*, le suspenseur du *Goodyera discolor*.

D'après Schmitz (1), on observe deux ou plusieurs noyaux dans les cellules âgées de certaines plantes, telles que le *Glyceria aquatica*, le *Taraxacum*, etc. MM. Treub, Olivier, Prillieux ont signalé des faits analogues.

D'après Strasburger (2), les cellules du tapis de l'anthère chez les Phanérogames, au moment de l'achèvement complet des grains de pollen, posséderaient plusieurs noyaux avant de perdre leur autonomie. La division de ces derniers s'effectue, d'après le mode que nous décrirons plus loin, sous le nom de *Fragmentation*. « La plupart d'entre eux, dit Strasburger, demeurent à la périphérie, quelques-uns pénètrent jusque entre les grains de pollen. »

La formation du sac embryonnaire et de l'endosperme chez les Phanérogames nous fournira l'occasion de citer de nouveaux exemples de cellules à plusieurs noyaux.

En 1880, ces observations furent complétées par celles de Johow (3) sur les Monocotylédones, où il reconnut la présence de cellules polynucléées chez un certain nombre de plantes, en particulier les *Tradescantia*, dont M. Strasburger (4) donne également quelques bonnes figures dans un mémoire publié, la même année, sur les cellules à plusieurs noyaux. L'année suivante, Johow fit connaître le mode de production des noyaux multiples des cellules de Chara dans un travail dont nous avons eu déjà l'occasion de parler ailleurs.

(1) *Sitzb. der niederrh. Gesells. 1879.*

(2) *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, p. 89, 1883.*

(3) *Untersuch. über d. Zellkerne in den Secretbehalt. und Parenchymzell. der höher. Monocotyl.*

(4) *Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus.*

Enfin, en 1882, M. Guignard a fait connaître le cas très remarquable à ce point de vue, offert pas le suspenseur d'un grand nombre de Viciées. L'auteur a suivi l'évolution de ce singulier organe et le mode de production de ces noyaux multiples, dans un grand nombre d'espèces telles que *Orobus angustifolius*, *O. niger*, *vernus*, *aureus*, *flaccidus*, *Vicia sepium*, *tenuifolia*, *Faba vulgaris*, *Lathyrus latifolius*, *Ervum Lens*, etc. Le *Cicer arietinum* montre une exception remarquable, son suspenseur étant formé de cellules alternes à un seul noyau. Nous avons vu ailleurs que, d'après M. Guignard, les noyaux de ces cellules se divisent tout d'abord par voie indirecte, et que plus tard seulement, lorsque la cellule a perdu une grande partie de sa vitalité, on voit se produire la division directe.

Mais si pendant longtemps on a ignoré la présence fréquente de noyaux multiples dans les cellules végétales, on l'a, au contraire, depuis longtemps constaté dans les tissus animaux, pour quelques-uns desquels on peut même considérer cette disposition comme typique. C'est ainsi qu'on observe au pourtour de la moelle des os, et au sein même de cette moelle, des cellules à noyaux multiples, diversement nommées par les auteurs (*myéloplaxes* par Robin, *cellules géantes* par Wirchow, *ostéoblastes* par Kölliker), et dans lesquelles les noyaux, au nombre de quatre à dix, forment un amas mûriforme.

Les cartilages offrent fréquemment des cellules à plusieurs noyaux ; dans les cartilages crâniens du *Petromyzon marinus* en particulier, on parcourt assez souvent de grands espaces sans rencontrer une seule cellule à un seul noyau. D'après Flemming, chez le cochon d'Inde, le quart ou le tiers des cellules présentent deux noyaux. Les Infusoires et d'autres Protozoaires nous fournissent encore des exemples typiques de ce genre.

Les cellules des tissus pathologiques sont aussi très intéressantes à étudier à ce point de vue.

En un mot, et sans entrer ici dans des considérations histologiques qui nous feraient dépasser les limites du cadre que nous nous sommes imposé, on peut dire qu'il n'est aucun tissu animal où l'on ne puisse trouver, par exception au moins, des cellules à noyaux multiples.

Ajoutons seulement que la pluralité des noyaux peut être considérée comme la règle dans les leucocytes. Nous reviendrons plus tard sur ce dernier point.

CHAPITRE III.

STRUCTURE DU NOYAU.

Quelques divergentes et nombreuses que soient les idées émises sur la structure du noyau, les recherches les plus récentes ont eu pour résultat d'y faire reconnaître les parties suivantes :

1° Une charpente constituée par une substance très réfringente, douée d'un pouvoir chromatique intense. C'est le *réticule* ou *réseau* (*Netzwerk* ou *Kerngerüst*), ou bien encore le *peloton filamenteux* (*Fadenknäuel*) des auteurs allemands, expressions qui répondent chacune à une interprétation différente.

2° Le ou les *nucléoles* dont les propriétés physico-chimiques sont tout au moins très analogues à celles du réticule.

3° Une substance fondamentale distincte dans laquelle baignent le réticule et les nucléoles, le suc cellulaire (*Zwischensubstanz* ou *Kernsaft* des auteurs allemands).

4° Une membrane délicate qui limite extérieurement le noyau et le sépare du protoplasma cellulaire: c'est la *membrane nucléaire* (*Kernmembran*).

Nous examinerons successivement chacune de ces parties constituantes.

Filaments nucléaires.

Nous nous servons de cette expression usitée par Balbiani pour désigner cette partie réfringente du noyau fortement chromatique qui se présente en général comme une trame

plus ou moins serrée. Elle offre le double avantage de dépeindre assez bien l'aspect sous lequel se montre cette substance, et de ne rien préjuger au sujet de la continuité ou du mode d'agencement des cordons qu'elle constitue. On la trouve, en effet, à peu près toujours sous la forme de filaments, si peu nombreux parfois que leur ensemble mérite à peine le nom de *charpente* ou de *réseau* sous lequel on le désigne souvent (cellules nerveuses du système central, œufs de plusieurs animaux, etc.) ; ailleurs ces mêmes filaments paraissent former une trame compacte et serrée, ainsi qu'on l'observe, par exemple, dans les cartilages, les cellules du tissu conjonctif, beaucoup de cellules épithéliales et glandulaires. L'arrangement de ces trabécules est plus ou moins irrégulier ; leur épaisseur est souvent inégale, et l'on peut rencontrer sur leur trajet les nodosités qui ressemblent à des nucléoles, et que Flemming désigne sous le nom de *nœuds du réseau* (*Netzknoten*).

Telle n'est point la manière dont Strasburger (1) décrit, chez les végétaux, l'ensemble constitué par cette partie du noyau. Le nucléoplasma, dit-il, forme un filament unique, plus ou moins épais, continu avec lui-même. Cette disposition est souvent facile à constater d'une manière directe ; ailleurs, il faut l'admettre par analogie. Le filament se contourne en lacets, plus ou moins tortueux, plus ou moins serrés, de façon à simuler parfois un réseau ; mais, ajoute Strasburger, il est facile de se persuader que ce prétendu réseau est constitué par les nombreux replis du filament qui peuvent se toucher çà et là sans contracter de soudure réelle. Cet auteur tend à généraliser cette disposition et à l'étendre même aux cellules animales ; d'ailleurs, ajoute-t-il, on voit

(1) *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne* (*1882*).

toujours le peloton se constituer d'une façon très nette au moment où le noyau se prépare à la division.

Cette disposition en peloton n'est plus douteuse dans les noyaux décrits par Balbiani dans les glandes salivaires des larves de *Chironomus* (1). « Ce qui frappe tout d'abord, dit-il, à l'inspection de ces cellules, c'est la présence de deux gros nucléoles irréguliers, bosselés à la surface, et formés d'une substance réfringente, granuleuse, creusée d'un plus ou moins grand nombre de vacuoles isolées ou confluentes. Outre les nucléoles, le noyau renferme un corps pâle, qui a la forme d'un cordon cylindrique, diversement enroulé sur lui-même à la manière d'un intestin... Certaines parties sont plus larges, d'autres plus étroites. Dans la plupart des cas, le cordon est complètement libre dans la cavité du noyau et continu dans toute sa longueur ; chez les larves plus âgées il est souvent interrompu, divisé en fragments plus ou moins longs qui tantôt restent libres à l'intérieur du noyau, tantôt se fixent par une extrémité ou par toutes les deux à la fois sur la membrane d'enveloppe du noyau. Une autre disposition que le cordon présente assez fréquemment consiste en un dédoublement qu'il subit dans une étendue plus ou moins longue. Lorsque le cordon est continu dans toute sa longueur, il aboutit par chacune de ses extrémités à un des nucléoles dans la partie moyenne duquel il pénètre en conservant son diamètre ou en s'amincissant un peu. Quand les deux nucléoles sont rapprochés et plus ou moins confondus, les deux extrémités du cordon sont à une petite distance l'une de l'autre ou même contiguës suivant le degré de fusion des deux nucléoles. A une faible distance de chaque extrémité, le cordon présente brusquement un renflement discoïde assez épais, formé d'une substance différente de celle du cordon. »

(1) Sur la structure du noyau dans les glandes salivaires chez les larves de Chironomus, 1881. (*Zoolog. Anzeiger*).

Les tubes de Malpighi, l'intestin et d'autres tissus de ces mêmes larves présentent dans leurs noyaux une structure absolument comparable, bien que moins évidente. Balbiani a essayé de généraliser les faits qu'il avait observés, et dont l'exactitude fut vérifiée par Flemming. D'accord en cela avec Strasburger, Balbiani admet que la substance désignée par ce dernier du nom de *nucléoplasma* constitue partout un filament unique, continu, mais enroulé sur lui-même. Les réseaux observés ailleurs seraient dus, selon lui, à des soudures causées par les réactifs.

Flemming (1) n'hésite nullement à identifier le filament observé par Balbiani avec la charpente nucléaire des autres noyaux ; mais il ne croit pas que cette structure soit aussi générale que l'admet ce dernier. L'emploi des réactifs, dit-il, ne montre jamais qu'un filament unique dans les cellules des larves de *Chironomus*, tandis qu'il fait constamment apparaître un réseau dans d'autres noyaux dont le volume rend l'observation aussi facile.

Eimer (2) décrit une structure assez complexe dans des noyaux observés par lui. Les filaments nucléaires, dit-il, se montrent ordonnés en disposition radiaire autour du nucléole, ou également autour de chacun des nucléoles, quand le nombre de ceux-ci est multiple. Chacun de ces derniers est entouré d'une aréole claire, nommée *Hyaloïde* par l'auteur du mémoire et que traversent les filaments. Ailleurs Eimer décrit un réseau des plus complexes mais très régulier. — Ce que E. Van Beneden (3) décrit dans les noyaux des cellules ectodermiques des cochons d'Inde, sous le nom de *corps*

(1) *loc. cit.*
(2) *Untersuchungen über den Eiern der Reptilen, 1872.*
(3) Recherches sur l'embryogénie du lapin (*Arch. de Biol.* 1880).

médullaire est une place centrale claire qui paraît correspondre à l'aréole décrite autour de certains nucléoles par Eim. Enfin, E. Zaccharias dit avoir aperçu, en dehors des filaments nucléaires et des nucléoles, des corpuscules offrant toutes les réactions de la substance nucléaire.

Nous ne pousserons pas plus loin l'énumération des cas où le noyau présente dans sa structure des particularités qui peuvent être considérées jusqu'à présent comme exceptionnelles. Elles sont vraisemblablement liées à des fonctions spéciales que le noyau accomplit dans ces cellules. Mais quelles sont ces fonctions et quelles relations existe-t-il entre les fonctions et la structure ? C'est là un de ces problèmes dont les progrès de nos connaissances biologiques et le perfectionnement croissant de nos appareils d'optique peuvent seuls nous permettre d'espérer la solution.

Quoi qu'il en soit, on peut considérer comme typique la disposition des filaments nucléaires, telle que la décrivent Flemming dans les cellules animales, et Strasburger dans les cellules végétales. Toutefois, nous voyons qu'il existe une différence notable entre les données de Flemming d'une part, de Strasburger et Balbiani de l'autre, le premier admettant dans la plupart des cellules un réseau ou réticule plus ou moins complexe, les seconds un peloton formé d'un seul filament nucléaire. M. Guignard vient de faire connaître le résultat de ses recherches sur ce point controversé ; les opinions de Strasburger et de Flemming sont, d'après lui, bien moins opposées qu'on ne pourrait le croire tout d'abord. Chacune d'elle, dit-il, a sa raison d'être, aussi bien pour les cellules animales que pour les cellules végétales. C'est ainsi qu'on observe un réseau dans les noyaux à plusieurs nucléoles volumineux et contenant en abondance cette substance fortement colorable par certains

réactifs et dont nous parlerons bientôt sous le nom de *chromatine*. Par contre, ajoute M. Guignard, on rencontre un filament unique enroulé dans les noyaux de plusieurs cellules-mères polliniques. Cette structure est difficile à observer quand les replis formés par les filaments sont serrés comme dans un certain nombre de cellules-mères du pollen et dans l'albumen du lis, et d'ailleurs certains réactifs peuvent amener la soudure des replis et faire naître un réseau, en quelque sorte artificiel, là où il n'existait qu'un filament unique enroulé.

Cependant dans un mémoire postérieur à celui de M. Guignard, M. Strasburger (1) modifie légèrement sa manière de voir au sujet de la charpente nucléaire. « D'après la manière, dit-il (2), dont j'interprète actuellement les faits, c'est à peine s'il existe une opposition entre mes idées et celles de Flemming. Je suis aujourd'hui encore fondé à admettre la persistance d'un filament unique dans la charpente, mais je n'en reconnais pas moins franchement que cette charpente peut consister en un vrai réseau. Le peloton d'un noyau-fille nouvellement formé se change en un réseau, ses divers replis arrivant au contact, se fusionnant en ces points les uns avec les autres, en s'unissant entre eux par des points. Mais ce qui prouve bien que le filament reste unique au milieu de cette trame, c'est qu'il reposait comme tel dès le début de la division indirecte. Si son autonomie s'était entièrement perdue dans la trame nucléaire, il serait étonnant de le voir ainsi reparaître au sein du réseau du noyau au repos, avec ses replis nombreux et serrés, et parfaitement continus à lui-même. »

Le filament lui-même n'est pourtant pas homogène, ainsi que

(1) *Die Controverse über die indirecte Kerntheilung*, 1884.
(2) *loc. cit.* p. 6

nous avons eu l'occasion de l'indiquer déjà. Comme les filaments du protoplasma cellulaire (*cytoplasma* Strasb.), ceux du *nucléoplasma* sont composés d'une substance hyaline contenant un nombre variable de corpuscules remarquables par leur réfringence et leur pouvoir chromatique, les *microsomes*. Dans son récent travail sur les rapports entre la division du noyau et celle de la cellule, Strasburger fait connaître en détail cette structure intime du filament qui apparaît surtout avec une grande netteté au moment où le noyau va entrer en voie de division et qui alors revêt des caractères tout à fait particuliers. Dans le noyau au repos, Strasburger décrit les microsomes comme formant une rangée unique au sein de la substance hyaline fondamentale, nucléo-hyaloplasma. Les filaments nucléaires des cellules animales convenablement colorés montrent une structure analogue. Ainsi que nous le verrons plus loin, c'est sur les microsomes des filaments et sur les nucléoles que se portent les matières colorantes spéciales du noyau; on donne généralement le nom de *chromatine* à la substance qui jouit de cette faculté de coloration. C'est donc en général dans les filaments nucléaires et les nucléoles qu'elle est répartie; mais tandis que les filaments montrent, lorsqu'ils sont ainsi traités, une répartition inégale de la chromatine, les microsomes seuls en étant pourvus, cette substance paraît diffuse dans les nucléoles qui prennent une teinte uniforme. D'ailleurs, on ne sait s'il existe une identité absolue entre la chromatine des nucléoles et celle des filaments nucléaires. Nous aurons à rechercher plus loin, si la chromatine est exclusivement dans ces deux parties du noyau.

Les filaments observés par Balbiani (1) dans les cellules des glandes salivaires des larves de *Chironomus*, offrent une

(1) *loc. cit.*

disposition des plus remarquable. A des grossissements de 100 à 150 diamètres déjà, on peut y apercevoir, dit-il, des stries transversales obscures alternant d'une manière assez régulière avec des bandes d'une substance intermédiaire claire.

«Les stries obscures, dit-il, paraissent seules formées par une substance solide ou demi-solide, tandis que les bandes claires sont constituées par un liquide (?). En effet, on remarque aux endroits où le cordon se recourbe, que les stries obscures présentent toujours la même largeur, au côté concave comme au côté convexe de la courbure, où elles s'écartent radiairement les unes des autres. Cette alternance des disques disparaît au bourrelet qui se trouve à chaque extrémité du filament; elle reparaît entre l'anneau et le nucléole pour disparaître enfin totalement au point où le filament plonge dans la substance de ce dernier. Si l'on vient à exercer une compression de manière à déterminer l'écartement des disques, on continue à voir la ligne de contour extérieure du cordon dans leur intervalle; » aussi M. Balbiani déclare-t-il qu'il n'hésiterait pas à regarder ce contour comme l'expression d'une membrane d'enveloppe si au lieu de le constater à l'intérieur du noyau sur des préparations traitées par les réactifs, il l'avait observé sur le cordon frais, extrait et isolé du noyau qui le renfermait.

M. Flemming a fait, en 1878, sur les ovules mûrs du *Siredon*, des observations qui confirment ce que nous avons dit déjà de la structure des filaments nucléaires (1); sur les préparations de ces ovules traitées par l'acide chromique et par l'acide picrique, puis colorées à l'hématoxyline, au picrocarmin ou à l'aniline, on n'aperçoit, dit-il, à un grossissement

(1) *Kernsubstanz, etc., p. 133.*

faible, que des traînées colorées, disposées d'une façon irrégulière, anastomosées çà et là, d'épaisseur inégale. A un grossissement plus considérable, on remarque distinctement que ces trabécules sont formées par des stries transversales, irrégulières et nombreuses qui se continuent par des rameaux plus pâles, ramifiés et anastomosés entre eux, dans l'intervalle des trabécules colorées. Flemming et Wiebe ont remarqué une disposition analogue, quoique bien moins distincte, dans l'œuf d'autres Batraciens, de la Salamandre et dans les jeunes œufs de la Grenouille en particulier.

Dans les noyaux des cellules végétales au repos et plus distinctement encore au début de la division nucléaire, on ne reconnaît en dehors des filaments nucléaires et des nucléoles, aucun autre corps figuré; tels sont du moins les résultats auxquels sont arrivés Strasburger, Soltwedel, Guignard, etc. Cependant Flemming a décrit chez la Salamandre entre les replis du peloton nucléaire, de fins cordons granuleux, non colorables par les réactifs de la chromatine et d'où dériverait plus tard ce que nous décrirons sous le nom de *fuseau nucléaire*.

Nucléoles.

Les nucléoles sont avec les filaments nucléaires, les parties qui se colorent sous l'influence des réactifs spéciaux du noyau, tels que l'hématoxyline ou le vert de méthyle; dans le noyau vivant et non coloré, ils se présentent sous la forme de corps arrondis, plus réfringents en général que le suc cellulaire et que les filaments nucléaires eux-mêmes. Les nucléoles ont été considérés par certains observateurs, par Klein en particulier (1), comme n'étant autre chose que des

(1) *Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur der Zellkerns* (*Centrb. f. med. Wiss.* N° 17, 1879).

nœuds ou des parties épaissies du réticule, et Retzius (1) ne paraît pas vouloir leur attribuer une autre nature. Flemming (2) les considère, à l'etat de développement complet tout au moins, comme des corps indépendants de la trame nucléaire, et les définit de la manière suivante: «Des portions de substance nucléaire différenciées par rapport au réticule et au suc nucléaire, presque toujours douées d'une réfringence plus considérable que celle de ces derniers, offrant un contour lisse et uni, de forme constamment arrondie, presque toujours appendues aux trabécules du réseau, placées en dehors de lui dans certains cas.» D'après cette définition elle-même, on voit que les nucléoles peuvent être placés sur le trajet des filaments nucléaires, puisque la netteté de leurs contours et leurs propriétés chimiques les en distinguent en général. Quand il n'existe qu'un seul nucléole dans le noyau sa position est généralement excentrique.

En dernier lieu (3), Strasburger a émis l'opinion que les nucléoles naissent aux dépens de la substance nucléaire diffusée dans le suc nucléaire, ainsi que nous aurons l'occasion de le dire plus loin.

Quelques réactions faciles à opérer témoignent en faveur de cette autonomie des nucléoles; c'est ainsi qu'une simple addition d'une solution de sel marin ou même d'un peu d'eau pure rend le réticule moins distinct, tandis que les nucléoles acquièrent une netteté plus considérable. D'après Flemming, si après avoir lavé avec soin une coupe d'un tissu animal préparé à l'acide osmique, on fait agir sur elle pendant toute une journée une solution faible d'hématoxyline, les nucléoles se montrent presque noirs, tandis que le réticule conserve un ton mat, d'un bleu grisâtre. Les nucléoles se distinguent

(1) *Zur Kenntniss vom Bau der Zellkerns, Leipzig, 1881.*
(2) *loc. cit.*, p. 138 et suiv.
(3) *loc. cit.*

encore du réticule par l'affinité plus considérable qu'ils montrent pour les réactifs colorants, avec lesquels ils forment des combinaisons plus fixes; c'est ainsi que l'alcool décolore les filaments nucléaires d'une préparation traitée par la safranine et laisse les nucléoles colorés en rouge. Enfin, si on examine une préparation non colorée mais imprégnée d'alcool absolu pendant qu'on y laisse lentement pénétrer de l'essence de girofle, on verra le réseau s'évanouir peu à peu, son indice de réfraction étant sensiblement le même que celui de l'essence, tandis que les nucléoles, doués d'une réfringence supérieure, demeurent visibles dans ce nouveau milieu. M. Balbiani dont nous avons eu l'occasion de signaler déjà les observations, a reconnu que dans le noyau des glandes salivaires des larves de *Chironomus*, les nucléoles ne se comportent pas comme le cordon nucléaire, tandis que les renflements annulaires paraissent se rapprocher par leur composition chimique de la substance nucléolaire, sans lui être cependant identique. L'eau distillée fait pâlir le cordon en le gonflant au point de le rendre presque invisible; les nucléoles résistent plus longtemps, et ne deviennent pâles et vacuoleux, que par un contact prolongé avec ce liquide. La solution de vert de méthyle colore en quelques instants les disques du cordon, mais laisse intacts, même après un contact prolongé, les anneaux et les nucléoles... Le carmin et l'hémoglobine exercent une action presque inverse de celle du vert de méthyle, c'est-à-dire colorent d'une manière plus ou moins vive les anneaux et les nucléoles, et beaucoup plus faiblement les disques du cordon.

M. Guignard signale quelques observations analogues faites par lui sur des noyaux de cellules végétales. Dans les

cellules du pollen du *Listera ovata*, dit-il (1), les nucléoles se colorent parfois en rouge jaune par l'hématoxyline, tandis que le filament devient violet foncé ; Strasburger a vu de son côté que dans les poils staminaux du *Tradescantia*, les nucléoles ne se colorent pas toujours par les réactifs spécifiques de la chromatine.

Il résulte évidemment des faits qui viennent d'être signalés que la substance des nucléoles est réellement distincte à certains égards de celle qui caractérise les filaments nucléaires. Il faudrait se garder pourtant d'établir entre ces deux parties du noyau, une différence trop absolue. Flemming admet même que l'origine des nucléoles doit être recherchée dans le réticule dont ils se différencient ensuite progressivement. Strasburger n'établit aucune limite bien tranchée entre les nucléoles et les microsomes nucléaires. « On peut distinguer, dans les noyaux, dit-il, à un très fort grossissement, de fins filaments d'hyaloplasma dans lesquels sont englobés de très petits microsomes. Quelques-uns de ces microsomes sont plus gros, et depuis ces derniers jusqu'à ceux qui, par leur volume considérable, méritent le nom de nucléoles, on retrouve tous les termes intermédiaires. » Nous verrons plus loin que cet auteur admet actuellement que les nucléoles proviennent de la trame nucléaire d'une manière indirecte, après que leur substance s'est d'abord diffusée dans le milieu ambiant (2).

D'après M. Guignard, les nucléoles se présentent parfois comme des granulations un peu plus volumineuses que les microsomes nucléaires, et comprises comme ces derniers dans le filament ou sur le trajet de ses replis (albumen du Lis, cellules des parois ovariennes, jeunes noyaux en

(1) *loc. cit.*, p. 35.
(2) *Die Controverse über die indirecte Kerntheilung*, 1884.

voie d'accroissement). D'après le même observateur leur grosseur augmente en même temps que leur nombre diminue ; si les nucléoles possèdent un certain volume, on ne les voit plus sur le trajet des filaments, mais simplement en contact avec eux. Nous verrons plus loin que les nucléoles peuvent être considérés comme des sortes de réserves nutritives qui, séparées pour un temps des filaments nucléaires pendant que le noyau est au repos, sont repris de nouveau par ces derniers, et se fondent dans leur masse au moment où la division se prépare. Nous n'avons à les considérer pour le moment que dans leur forme et leurs rapports purement morphologiques avec le reste du noyau.

Les noyaux sont-ils toujours pourvus de nucléoles ? On ne saurait répondre à cette question d'une façon absolument affirmative. Si l'on considère pourtant que dans bien des cas on est parvenu à en constater la présence dans des noyaux qu'on croyait en être dépourvus, et que souvent aussi des noyaux qu'on disait sans nucléoles ont été reconnus pour être dans un état encore imparfait de leur développement, on sera conduit à admettre que leur présence est tout au moins très générale.

Il est certains noyaux qui ne contiennent typiquement qu'un seul nucléole; tels sont ceux des cellules nerveuses des vertébrés, et un certain nombre d'œufs. Mais partout ailleurs on peut dire que la multiplicité des nucléoles est un phénomène des plus fréquents dans les deux règnes. Il serait sans doute très intéressant de rechercher, comme Auerbach (1) avait tenté de le faire en 1874, si le nombre des nucléoles dans un noyau n'est pas sous la dépendance de certaines conditions physiologiques, ou même soumis à une certaine périodicité. L'imperfection relative des instruments d'optique

(1) *Organologische Studien, Breslau, 1874.*

n'ont pas permis à Auerbach de pousser bien avant les recherches entreprises par lui, et toutes nos connaissances à ce point de vue se réduisent à quelques observations de Flemming qui a vu les nucléoles se multiplier dans les noyaux de l'œuf des Najades à l'époque du frai.

Il n'est pas rare de rencontrer, dans un même noyau, des nucléoles de grandeur différente, et généralement alors l'un d'eux se fait remarquer par son volume, et souvent aussi par certaines particularités de structure que nous signalerons tout à l'heure. Flemming, qui a fréquemment observé ce fait dans des jeunes œufs, soit de Vertébrés, soit d'Invertébrés (1), propose de distinguer ces nucléoles les uns des autres par les noms de *nucléoles principaux* et *nucléoles accessoires*, sans vouloir probablement attribuer à ces mots un sens physiologique quelconque. Il y a souvent, du reste, entre les grands et les petits nucléoles d'un même noyau, ainsi que l'a reconnu M. Guignard, la même transition qu'entre ceux-ci et les microsomes du filament nucléaire, et Flemming lui-même ignore si l'on doit établir entre eux une distinction réelle. Dans certains cas, il est vrai, on a pu constater dans le nucléole principal deux substances différentes, l'une plus réfringente et plus chromatique, l'autre plus pâle et moins facile à colorer par les réactifs. Cette dernière paraît constituer à elle seule les nucléoles accessoires. Flemming décrit, dans l'œuf du *Dreissena polymorpha*, le nucléole principal comme étant formé de ces deux substances dont la plus réfringente recouvre l'autre en forme de calotte. D'autres observateurs tels que Leydig, Hessling (2), Lacaze-Duthiers (3), ont décrit des nucléoles constitués d'une façon

(1) *Ueber den ersten Entwickelungserscheinungen in der Entwickelungsgeschichte der Najaden, 1875.*

(2) *Die Perlmuschel und ihre Perlen.*

(3) *Recherches sur les organes génitaux des Acéphales Lamellibranches* (An. Sc. nat. Zool., 4e ser., t. II, 1854).

semblable, mais dans des œufs seulement, bien qu'on puisse trouver ailleurs les nucléoles tout aussi volumineux et aussi faciles à étudier. O. Hertwig (1) pense que cette structure des nucléoles principaux doit être générale dans l'œuf des animaux, bien qu'on ne puisse pas le constater partout d'une manière aussi nette.

D'une manière générale et lorsqu'il s'agit de tissus bien développés, la grosseur des nucléoles est assez exactement proportionnée à celle du noyau.

De même que le noyau, le nucléole contient souvent encore d'autres éléments plus petits, auxquels certains auteurs ont même attribué une grande importance. Schrön (2) découvrit dans les nucléoles de certaines cellules animales des objets qui furent reconnus plus tard pour n'être que de simples vacuoles remplies d'une substance liquide. Ces vacuoles, considérées alors comme des corps solides, étaient désignées sous le nom de *granulations de Schrön*, ou *nucléolules*. Des vacuoles de ce genre ont été constatées, par Flemming en particulier, dans des nucléoles parfaitement vivants et placés dans des conditions biologiques tout à fait normales. On ne peut donc douter de leur existence à l'état naturel ; mais il faut se garder de confondre ces formations avec les vacuoles qui apparaissent dans les nucléoles de cellules mortes, et qui ne sont que de simples altérations cadavériques. On ne saurait dire encore si le nucléole contient partout des vacuoles. Mais tous les corps qui se montrent dans les nucléoles sont-ils de simples cavités creusées dans sa substance ? Les renseignements

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung der thierischen Eies* (*Morphol. Jahrb. 1875 — 77*).

(2) *Ueber das Korn im Keimfleck und in dem Kernkörperchen d. Ganglienzellen b. Säugethieren.*

que l'on possède sur ce point sont encore bien peu nombreux, et manquent le plus souvent de précision. Les faits suivants tendent pourtant à faire admettre qu'il existe encore d'autres éléments dans les nucléoles. Kleinenberg (1) décrit dans ceux de l'œuf jeune de l'Hydre, un corpuscule fortement réfringent. J.-M. Macfarlane (2) dit avoir rencontré dans le nucléole des corpuscules qui avaient jusqu'alors échappé à l'observation et qu'il nomme *nucleolonuclei;* ils sont très évidents, dit-il, chez l'*Ornithogalum pyramidale* et le *Narcissus pseudo-narcissus*. On n'en trouve généralement qu'un par nucléole, mais on peut en rencontrer aussi deux ou trois dans les cellules âgées ; ils sont ronds ou ovales, nettement délimités, et prennent une plus grande netteté sous l'influence de certains réactifs colorants, tels que l'hématoxyline, l'iode, l'éosine. Des corpuscules de ce genre, ajoute l'auteur, existent vraisemblablement aussi dans les cellules animales; tout au moins trouve-t-on dans les traités des figures qui semblent plaider en faveur de cette hypothèse. D'après M. Macfarlane, le nucléole et peut-être même ces corpuscules qu'il nomme *nucleolei*, seraient en quelque sorte le centre des forces qui déterminerait la division indirecte du noyau.

Disons, enfin, que Frommann décrit dans certains nucléoles une structure assez complexe ; il y aurait observé des corpuscules, des filaments et des trabécules ; mais ces divers détails ne peuvent être constatés dans bien d'autres nucléoles qui sont pourtant, grâce à leur volume, d'une observation plus facile.

Bien que limités généralement par un contour net, les

(1) *Hydra*, 1872.

(2) *The structure and division of the vegetabile Celle*. (*Transac. bot. of. Edimbourgh.*) vol. XIV, 1881.

nucléoles ne paraissent posséder aucune membrane propre. Telle n'est pas cependant l'opinion de M. Macfarlane, et de quelques autres botanistes dont nous ne voulons pas ici exposer les idées, pour éviter d'entrer dans de trop longs détails sur des sujets encore si mal connus.

Généralement placés au milieu du noyau, et comme nous l'avons dit déjà, ordinairement maintenus par les filaments nucléaires, ou d'autres fois encore, d'après Flemming, par un réseau plus délicat, qui ne se montre qu'à l'aide de petits grossissements et par l'emploi de certains réactifs, les nucléoles peuvent être aussi, mais bien plus rarement, pariétaux. Leydig semble même avoir considéré des nucléoles ainsi placés dans le simple épaississement de la paroi. Quand les nucléoles existent plusieurs ensemble dans un même noyau, ils sont généralement répartis d'une façon irrégulière; Eimer (1) cependant décrit, dans l'œuf des Reptiles, une disposition très régulière des nucléoles. Ces derniers formeraient par leur ensemble une sorte de coque sphérique et plusieurs systèmes de nucléoles pourraient être ainsi emboîtés l'un dans l'autre.

En général, les nucléoles se montrent immobiles dans le noyau au repos. Cependant ceux de certains œufs et d'un petit nombre de cellules nerveuses paraisssent être capables de mouvements lents et peu étendus; tel est du moins le fait qui résulte des observations de La Valette Saint-Georges (2) sur les œufs de Libellule, de Brandt (3) sur ceux de la Blatte, d'Eimer dans ceux de la Carpe et du Silure, etc. Toutefois, on ne saurait attribuer une valeur réelle

(1) *Untersuchungen über die Eier der Reptilien.* (*Arch. f. mikr. Anat. 1872.*)
(2) *Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile.* (*Arch. f. mik., Anat. 1866.*)
(3) *Ueber active Formveränderungen der Kernkröperchens.* (*ibid.* vol. x.)

qu'aux observations faites dans les conditions normales. Certains nucléoles n'ont, en effet, montré quelques mouvements qu'à une température supérieure à la température ambiante (cellules épithéliales de la bouche de la grenouille, d'après Kidd). (1) On ne saurait admettre sans preuves certaines, que ces mouvements sont très répandus dans les diverses cellules et encore moins qu'ils sont liés à une contractilité propre des nucléoles.

Membrane nucléaire.

La netteté de contour qui distingue, en général, le noyau au sein du protoplasma cellulaire a depuis longtemps frappé les observateurs ; Kölliker (2) pensait même que les noyaux pouvaient être comparés à des vésicules pourvues de membrane-enveloppe. Cependant Pfitzner et Retzius (3) ont nié l'existence d'une paroi propre autour du noyau ; le contour précis de ce dernier proviendrait simplement de ce que la trame nucléaire deviendrait beaucoup plus dense vers la périphérie. Retzius, cependant, avait reconnu autour du noyau l'existence d'un contour simple achromatique, contre lequel viendraient s'appuyer çà et là les trabécules de la charpente ; mais c'est, d'après lui, seulement la partie du protoplasma cellulaire qui est en contact immédiat avec le noyau.

Il résulte des observations les plus récentes, que c'est bien là une véritable membrane qui, dans certains objets

(1) *Ueber amœboïde Bewegungen des Kernkörperchens* (*ibid. vol.* XI).
(2) *Handbuch der Gewebelehre.*
(3) *Zur Kenntniss vom Bau der Zellkerns, Leipzig 1881.*

favorables à l'étude, peut présenter un double contour net et se séparer même du contenu du noyau, quand on contracte ce dernier à l'aide de certains réactifs. Flemming a reconnu que cette membrane correspondait au contour chromatique signalé par Retzius. On constate aisément sa présence dans certains œufs, chez ceux d'Amphibiens, en particulier, et dans les cellules nerveuses. Elle est très délicate, mais reconnaissable encore dans les noyaux pauvres en chromatine, comme le sont, par exemple, les noyaux aplatis des *Spirogyra*. On parvient même, en comprimant rapidement dans un liquide organique des œufs d'Invertébrés, à détacher complètement du noyau la membrane nucléaire sous la forme d'une mince enveloppe plissée.

Le moment le plus favorable à l'observation de cette membrane est celui qui précède la division du noyau, alors que la substance nucléaire est encore sous la forme d'un filament continu enroulé en peloton ; plus tard, comme nous le verrons, la membrane disparaît sans laisser la moindre trace.

Il y a lieu toutefois de distinguer au dedans de la membrane proprement dite, nettement caractérisée par l'absence de tout pouvoir chromatique, une sorte de couche corticale nucléaire, parfois très nettement indiquée, et se colorant fortement par les réactifs spéciaux du noyau. Elle est formée par la partie périphérique du réticule dont les filaments sont là plus fortement serrés et laissent entre eux des mailles plus étroites. Pfitzner en avait reconnu l'existence bien qu'il méconnût celle de la membrane proprement dite ; Hertwig (1) l'a décrite avec exactitude, et Soltwedel (2) la

(1) *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen* (*Morph. Jahrb.*, vol. 2, 1876).
(2) *Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen, 1881.*

signale aussi en dedans de la membrane nucléaire. Flemming pour éviter toute confusion, la désigne du nom de *couche pariétale chromatique*.

La membrane nucléaire se montre le plus souvent finement granuleuse; les granulations qu'elle présente se comportent, à l'égard des réactifs, comme les microsomes du cytoplasma. Aussi Strasburger la considère-t-il comme étrangère au noyau et sécrétée par le protoplasma cellulaire (1). Flemming ne dit rien de son origine.

Il se présente, à l'égard de cette enveloppe, une question qui intéresse à un haut degré la physiologie du noyau. La membrane nucléaire est-elle continue dans toute sa surface, ou bien comme on l'admet quelquefois, est-elle percée de pores qui mettent en communication directe le contenu du noyau avec le protoplasma de la cellule? Les opinions sont assez partagées à cet égard; on peut dire toutefois que jusqu'à présent aucun fait précis n'est venu apporter une certitude ni dans un sens, ni dans l'autre. Flemming déclare, contrairement aux idées émises par Fromman et par Klein, qu'il n'a jamais pu constater dans la paroi nucléaire la moindre trace de perforation. Strasburger (2) décrit la membrane nucléaire comme paraissant très finement poreuse, sans vouloir probablement indiquer par là autre chose qu'une simple apparence.

Il dit ailleurs (3), en décrivant la division du noyau dans les cellules-mères du pollen du *Fritillaria persica:* « Elle se montre comme constituée par une assise simple de granulations à peu près égales, ce qui semble indiquer

(1) *loc. cit.*
(2) *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkern, etc.*, p. 55.
(3) *loc. cit.*, p. 8.

un réseau à mailles étroites; ces granulations seraient alors de petits nœuds où s'insérerait le réseau cytoplasmique situé en dehors. Rien n'est plus facile, d'ailleurs, que de constater, en même temps, qu'aucun de ces filaments cytoplasmiques ne pénètre dans la cavité nucléaire.»

Cependant P.-A. Loos (1), se basant sur quelques observations faites par lui sur les glandes albuminipares de l'oviducte des Amphibiens, admet la présence des perforations comme probable. Enfin, nous appellerons l'attention sur un récent mémoire de M. E. Henser (2) dans lequel l'auteur émet sur la structure du noyau et aussi, comme nous aurons l'occasion de le constater, sur la division de ce dernier, les idées un peu différentes de celles généralement admises. « Je ne saurais, dit-il, admettre l'existence d'une *membrane nucléaire* propre, d'après les observations de Strasburger et les miennes, et je me servirai pour désigner la couche de cytoplasma qui limite le noyau du nom bien mieux approprié de *paroi nucléaire*»; et plus loin : «On reconnaît clairement alors, dit-il, qu'elle est constituée par une trame serrée qui est en continuité avec les filaments cytoplasmiques qui rayonnent de tous côtés vers le noyau, et que, en d'autres termes, la *membrane nucléaire*, telle que l'entend Strasburger, n'est autre chose qu'une couche condensée du cytoplasma, qui, par conséquent, ne mérite pas le nom de membrane. » Mais d'après M. Henser, «cette paroi, bien loin d'entraver toute communication libre entre le noyau et le cytoplasma, est au contraire le point

(1) *Ueber die Eiweissdrüsen im Eileiler der Amphibien und Vögel*, (*inaug. Dissertat. Leipzig, 1881*).
(2) *Beobachtungen ueber Zellkerntheilung.*

où viennent déboucher, d'un côté, les filaments ou *courants* cytoplasmiques, de l'autre les fines trabécules du réseau nucléaire. »

Nous pouvons donc admettre qu'il existe autour du noyau, tout au moins dans la plus grande majorité des cas, une membrane spéciale dérivée du protoplasma cellulaire et achromatique, comme lui distincte de la couche périphérique du noyau, très évidente parfois, mais offrant toutes les réactions de la chromatine. Cette membrane est pourvue de pores suivant les uns (Frommann, Klein, Henser, etc.) ; elle en est dépourvue suivant les autres (Flemming, Strasburger, etc.) Si cette dernière hypothèse est exacte, on devrait admettre qu'il s'établit entre le contenu du noyau et celui de la cellule des phénomènes osmotiques analogues à ceux qui se produisent entre cellules dont la paroi est imperforée.

Suc nucléaire.

Les cordons nucléaires et les microsomes sont baignés par une substance fondamentale, moins réfringente, que Flemming nommait autrefois *substance intermédiaire*, mot qu'il remplace actuellement par celui de *suc nucléaire*. Cette substance est évidemment différente, par sa consistance et ses réactions, des autres éléments nucléaires. Elle se colore par l'emploi de certains réactifs tels que le carmin, le picrocarminate d'ammoniaque, l'hématoxyline qui colorent en même temps les filaments nucléaires, mais elle résiste à l'emploi de certains autres qui ont une action élective sur la chromatine, tels que le vert de méthyle. Il est d'autres faits qui démontrent que la consistance de cette substance est bien moins solide que celle du filament et des nucléoles, bien qu'elle montre encore une certaine viscosité. Le suc cellu-

laire se montre homogène dans les conditions ordinaires; pourtant, par l'emploi de certains réactifs, on peut y faire apparaître des granulations, que Flemming considère comme le résultat d'une simple coagulation. Bien que la nature intime de cette substance ne soit pas encore parfaitement connue, nous pouvons donc conclure avec Flemming, Retzius et Pfitzner que le suc nucléaire est une matière dépourvue de chromatine, dans le sens que Flemming attache à ce mot, mais tenant en solution des substances protéiques analogues au protoplasma cellulaire. Nous verrons cependant qu'à certains stades de la division du noyau, le suc nucléaire se teint légèrement par les réactifs de la chromatine. Strasburger explique ce phénomène en admettant que pour constituer les nucléoles, une partie de la substance du réticule se diffuse préalablement dans le suc cellulaire, pour s'y condenser plus tard.

M. Prillieux (1) fait mention de noyaux anormaux dans les cellules des tiges de Courge et de Haricot tuméfiées par la culture dans un sol surchauffé. Ces noyaux se multiplient par fragmentation, et il est rare qu'on en trouve plus de quatre dans une même cellule. Ils sont déformés, volumineux; les nucléoles s'y divisent par étranglement, souvent dans trois directions; ils sont vésiculeux, et leur paroi est formée d'un plasma plus dense au sein duquel se montrent les nucléoles. Des cloisons de ce même plasma peuvent se former au sein de ces noyaux qui, alors, se montrent comme divisés en plusieurs loges.

D'après ce qui vient d'être dit dans ce chapitre, il faut considérer dans le noyau:

1° Une *trame*, *réseau* ou *peloton*, constitué par deux subs-

(1) Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé. Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées. (*Ann. Sc. nat.*, 6e Sér. t. x.)

tances plus ou moins distinctes : A, par la *chromatine* sous la forme de granulations ou de disques transversaux; B, par une substance intermédiaire, non colorable par les réactifs spéciaux du noyau, le *hyaloplasma* de Strasburger. Nous avons vu que la différence qui semble exister au premier abord entre le réseau qui caractérise le noyau de certaines cellules, et le peloton nettement indiquée de certaines autres, est plus apparente que réelle.

2° Un ou plusieurs *nucléoles*, composés de chromatine ou d'une substance très analogue. Nous avons vu que leur structure est généralement homogène, mais qu'ils peuvent contenir, d'après certains observateurs, un ou plusieurs corps (*nucléolules*), et des vacuoles qui doivent en être dans tous les cas distinguées. Il existe quelquefois un nucléole principal distinct, par sa taille et sa structure, des nucléoles plus petits que l'on trouve dans le même noyau, mais nous avons vu que cette distinction ne peut être considérée comme absolue.

3° Une *membrane nucléaire*, très probablement formée par le cytoplasma dont elle offre les réactions. Comme la trame protoplasmique qui remplit la cellule, cette membrane est formée de microsomes plongés dans une substance intermédiaire au hyaloplasma. Il faut distinguer cette membrane de la couche extérieure du noyau où la charpente plus dense peut former comme une seconde enveloppe.

4° Le *suc nucléaire*, plus liquide que les autres parties constituantes du noyau, et par lui-même entièrement privé de chromatine; il peut, cependant, dans certaines circonstances, se teindre légèrement par les réactifs spéciaux du noyau, fait que Strasburger attribue à ce que les nucléoles se diffusent dans le suc pour s'en séparer de nouveau plus tard.

CHAPITRE IV.

COMPOSITION CHIMIQUE DU NOYAU.

Ainsi que nous venons de le voir, le noyau est un corps parfaitement différencié à l'égard du protoplasma, constituant au sein de la cellule une individualité bien définie au point de vue morphologique. L'histoire de son évolution nous montrera que son individualité physiologique n'est pas moins réelle, bien que les phénomènes dont le noyau et le protoplasma sont le siège marchent ordinairement de pair. On doit donc s'attendre à trouver dans le noyau une composition chimique différente de celle du protoplasma, quoique certaines de ses parties constituantes puissent être communes à l'un et à l'autre.

Le protoplasma vivant se fait remarquer, on le sait, par la faculté qu'il présente de n'admettre que certaines substances colorantes qui peuvent traverser sa couche externe dite *couche membraneuse*, telles que l'éosine, le vert de méthyle, le bleu de quinoléine, le brun d'aniline, etc. Tant que cette dernière est intacte, les couleurs d'origine végétale ou animale, telles que le carmin, la safranine, le suc de *Phytolacca*, etc., ne peuvent y pénétrer. Mais si, pour une cause quelconque, la couche membraneuse vient à être lésée, ces matières sont également absorbées, et le protoplasma prend une coloration plus ou moins intense suivant la nature des réactifs. C'est ce qu'on exprimait autrefois (1) en disant que le protoplasma mort se comporte, à l'égard de certaines

(1) *Sachs* (*Lehrbuch*. p. 54).

substances, autrement qu'à l'état vivant; ce fait ne tient en réalité qu'à un état d'intégrité plus ou moins parfait de sa couche périphérique. Dans tous les cas, le protoplasma cellulaire offre l'ensemble des réactions qui caractérisent les substances albuminoïdes. L'iode en solution dans l'alcool, dans l'eau, l'iodure de potassium le teignent en jaune. Traité d'abord par l'acide nitrique, puis lavé, il prend par l'action de la potasse une coloration jaune foncé. Il se colore en violet par l'action successive du sulfate de cuivre et de la potasse. L'acide sulfurique anglais le colore en rouge, et la même coloration lui est communiquée par le nitrate acide de mercure; l'action successive de l'acide sulfurique et du sucre le teint en rose, etc. Si nous avons ici rappelé les principaux caractères chimiques du protoplasma, c'est que le noyau les manifeste aussi, et à un plus haut degré encore. Il se comporte, dit Sachs, comme un protoplasma plein de vie et abondamment pourvu d'eau.

Il est cependant un certain nombre de réactions très simples qui démontrent déjà que la substance nucléaire (1) ne saurait être identifiée, tout entière au moins, au protoplasma. Certaines substances colorantes qui n'exercent aucune influence sur ce dernier ou ne lui communiquent qu'une teinte légère, se fixent sur le noyau avec une intensité remarquable; tels sont le vert de méthyle, le violet de Paris, l'hématoxyline, le bleu d'aniline, etc. Parmi ces réactifs, il en est qui exercent sur le noyau une action tout à fait élective, à l'exclusion à peu près complète du protoplasma.

La composition chimique du noyau a été considérée de

(1) Nous n'entendons ici désigner par ce terme que l'ensemble des matières qui constituent le noyau.

manières fort diverses suivant les auteurs, et la question est loin encore d'être élucidée. Pour Hartig, le noyau contient des substances étrangères au protoplasma et caractérisées par une tendance manifeste à se combiner vivement avec les matières colorantes. Il désigna ces substances du nom assez impropre et très vague d'ailleurs de *chlorogènes*. Flemming, à son tour, dans ses premières publications, distingue du protoplasma cellulaire, ce qu'il nomme *substance nucléaire*, dont le pouvoir chromatique constitue l'un des traits les plus saillants. Dans la substance nucléaire elle-même, Flemming admit deux matières: l'une, la *chromatine*, serait spécialement douée de la faculté de se teindre par l'emploi de certains réactifs; le reste du noyau, dépourvu de cette propriété, constituait pour lui l'*achromatine*.

Les nucléoles ne se comportent pas toujours chimiquement de la même façon que le reste du noyau, et souvent même ne se montrent pas tous identiques. Ainsi l'acide acétique, les acides chlorhydrique, azotique, sulfurique, à un degré de concentration convenable, donnent une réfringence remarquable au réticule et à la membrane, tandis que les nucléoles demeurent à peine visibles.

Le chromate de potasse exerce une action analogue, tandis que l'acide chromique rend également distincts les nucléoles et le réticule. Nous nous contenterons de rappeler encore à cet égard les faits exposés déjà dans le précédent chapitre.

Nous avons vu aussi que les nucléoles accessoires et le nucléole principal des noyaux qui les contiennent se montrent composés de substances un peu différentes; parfois même (nucléoles principaux) un même nucléole peut offrir des réactions différentes dans ses diverses parties. O. Hertwig est arrivé à des résultats analogues en ce qui concerne l'œuf des *Asteracanthion*, de l'*Unio pictorum*, de l'*Ascidia intestinalis*

etc. (1). Il désigne par le nom de *paranucléine* la substance qui constitue la majeure partie du noyau, le reste représentant pour lui la *nucléine*. Flemming rejette avec raison l'emploi de ces dénominations. Nous avons eu l'occasion d'exposer les observations de M. Balbiani sur les cellules des larves de *Chiromonus*, observations qui démontrent d'une façon très nette, non seulement que les nucléoles et le suc cellulaire sont plus ou moins distincts du filament nucléaire, au point de vue chimique, mais encore que ce dernier est loin d'être homogène dans sa masse.

Il nous est donc possible d'afffrmer : 1° Que le noyau contient des substances distinctes de celles qui entrent dans la composition du protoplasma cellulaire ; 2° que ces substances sont elles-mêmes de nature différente. Quelles sont les matières qui entrent dans la composition du noyau et dans quelles parties de ce dernier doit-on les rechercher ? Telle est la question que nous allons actuellement tâcher de résoudre, autant au moins que nous le permettent les données actuelles de la science. Nous ne parlerons ici que du noyau à l'état de repos ; nous n'aurons d'ailleurs, en ce qui concerne la composition du noyau en voie de division, qu'à joindre quelques mots destinés à compléter l'étude actuelle et qui ne peuvent pourtant trouver place qu'après l'étude de la division nucléaire.

Pour étudier la composition chimique du noyau, on peut se servir de deux genres de procédés différents. Le premier consiste à isoler autant que possible le noyau du reste du contenu cellulaire, en mettant à profit certaines de ses propriétés, par exemple celle de résister à l'action du suc gastrique qui attaque au contraire et dissout complètement le

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies* (*Morph. Jahrb.* IV, *1878*).

protoplasma et à étudier ensuite la substance nucléaire ainsi isolée. On peut agir ainsi sur une quantité plus ou moins considérable de matière : ce sont les procédés *macrochimiques*. Le second consiste à soumettre à l'action des réactifs une cellule placée sous le microscope, et à suivre pas à pas les divers changements subis par le noyau : ce sont les procédés *microchimiques*. Employées concurremment, ces deux méthodes se complètent l'une l'autre et peuvent fournir de bons résultats. Miescher s'est surtout servi de la première, Zaccharias, Strasburger, Flemming, etc., de la seconde.

Le nom de *nucléine* est donné par Miescher (1) a des substances azotées qui se distinguent par leur richesse en phosphore et par certaines réactions spéciales. Quant aux noms de *protoplastine* et de *nucléine* employés par Hanstein(2) pour désigner respectivement la portion du protoplasma cellulaire qu'il supposait être spécialement le siège de son activité vitale, et les substances constituantes du noyau, ils ne correspondent point à des corps parfaitement définis.

Strasburger (3) admet comme constituant le noyau, deux substances dont il désigne l'une sous le nom de substance nucléaire ; elle entre dans la constitution du réticule de la membrane et des nucléoles. Cette manière d'envisager le noyau a été modifiée par Strasburger lui-même dans ses récents mémoires, ainsi qu'on le verra par l'analyse de ces derniers.

Rappelons encore ici l'expression de *globules de chromatine (Kromatinkugeln)* employée par Pfitzner (4) pour

(1) *Ueber die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen.* (*Bot. Abh. Bd* IV, *Heft. 2 1880*).

(2) *Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas* (*Bot. Abh. Bd.* IV. *Heft.*, 2 *1880*).

(3) *Zellb. und Zellth.*

(4) *Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen. Differenzirung des Zellkerns* (*Morph. Jahrb. Bd. 7*).

désigner les microsomes qui, dans les filaments du réseau, se colorent vivement par les réactifs colorants.

Van Beneden (1) distingue dans le noyau une *essence nucléaire* et un *suc nucléaire*. La première constitue à elle seule les jeunes noyaux ; mais chez les noyaux adultes, elle ne forme que la membrane et les nucléoles du noyau, tout le reste étant constitué par un mélange d'essence et de suc nucléaire, ce dernier dérivant du protoplasma de la cellule. Ce mélange est désigné par Van Beneden comme *substance nucléaire*

Auerbach (2) admet avec R. Hertwig et Schmitz, que le noyau contient des substances dont les unes sont identiques au protoplasma cellulaire, les autres distinctes. La substance fondamentale du noyau, est, selon lui, pénétrée de matière protéique; le reste n'est que du protoplasma modifié.

Pour Hertwig (3), la *substance nucléaire* est tantôt répandue dans tout le noyau, tantôt concentrée en certains points, spécialement aux nucléoles. Elle se coagule plus fortement que le protoplasma par l'acide acétique faible et difflue en une masse homogène par ce même acide concentré. L'addition d'une solution d'acétate de potasse la condense de nouveau. Le réseau nucléaire est, suivant cet observateur, de nature protoplasmique, et il communique avec le protoplasma de la cellule par des pores à travers la membrane. Kleinenberg (4), Heitzmann, Bütschli, O. Hertwig, Stricker, Klein, Frommann, etc., admettent à peu près les mêmes idées

(1) Contribution à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. (*Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique.*)

(2) *Zelle und Zellkern.*

(3) *Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen* (*Morph. Jahrb. Bd.* II, *1876.*

(4) *Hydra, 1872.*

que R. Hertwig touchant la nature du réseau. Kleinenberg décrit, en outre, la membrane nucléaire comme une enveloppe dépourvue de pouvoir chromatique et se rapprochant un peu de la chitine par ses propriétés.

Pour Schmitz (1), le réseau nucléaire est composé d'une substance très voisine de celle qui forme les trabécules du protoplasma cellulaire ; sans doute, l'une et l'autre ne diffèrent que par leur degré de condensation plus ou moins considérable ; cette différence est presque nulle parfois ; mais dans le réticule sont englobés des corpuscules fortement chromatiques. Schmitz désigne, avec Flemming, la matière qui les constitue par le nom de *chromatine ;* cette dernière constituerait aussi les nucléoles.

De Vries (2), Hartig (3), Maschke (4), Weiss (5), etc., avaient déjà étudié antérieurement la même question par des procédés divers.

Miescher en faisant agir sur des noyaux isolés de pus une solution de soude caustique, vit qu'une partie seulement de ces derniers était dissoute, tandis que l'autre demeurait intacte. L'une et l'autre, d'ailleurs, résistent à l'action de l'acide acétique, et se dissolvent dans l'acide chlorhydrique. Il y aurait donc lieu de distinguer une ***nucléine soluble*** et une ***nucléine insoluble***, la première particulièrement riche en phosphore. D'après Miescher, d'ailleurs, l'une et l'autre seraient reliées par de nombreux intermédiaires. En outre, Miescher parvint à isoler du noyau du pus et des spermato-

(1) *Sitzungsbericht der Niederrh. Ges. für Natur. und Heilk. 1880.*

(2) Sur la mort des cellules végétales par l'effet d'une température élevée.

(3) *Ueber das Verfahren bei Behandlung des Zellkerns mit Farbstoffen (Bot. Zeit. 1854.)*

(4) *Pigmentlösung als Reag. bei mikroskopisch physiologischen Untersuchungen. (Bot. Zeit.*, 1859).

(5) *Untersuch. über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffs in den Pflanzenzellen*, 1866.

zoïdes (1) une matière attaquable par la pepsine, contenant aussi du soufre et du phospore, et plus ou moins abondante suivant le cas. Cette substance est distincte de la nucléine, soit soluble, soit insoluble.

Hoppe-Seyler isola des noyaux du pus une substance analogue à la *nucléine soluble* de Miescher.

Plötsz (2) et Kassel (3) étudièrent la nucléine des globules sanguins de divers Vertébrés. Ce dernier agita doucement les globules rouges du sang de l'Oie avec de l'eau et de l'éther; le résidu fut lavé avec de l'eau d'abord, puis avec de l'acide chlorhydrique faible. Après un second lavage à l'eau, les globules furent chauffés à plusieurs reprises avec de l'alcool. La nucléine ainsi obtenue, contenait du phosphore et du soufre.

Miescher, en étudiant les spermatozoïdes des vertébrés, reconnut que la nucléine elle-même pouvait s'y montrer avec des modifications plus ou moins profondes. Ainsi celle qu'on extrait des spermatozoïdes du Taureau diffère de celle du Saumon en ce qu'on peut, sans la dissoudre, la laver à l'eau sans addition d'alcool.

Zaccharias (4) a trouvé à son tour, dans les cellules végétales, une substance qu'il compare à la nucléine soluble de Miescher, tandis qu'une partie de la substance nucléaire se comportait comme la *nucléine insoluble;* cette dernière constituerait aussi, d'après cet observateur, une partie du protoplasma cellulaire. Zaccharias signale encore des substances analogues dans les globules rouges de la Grenouille et de l'Oie. Il admet que ce que Miescher nomme *nucléine insoluble* n'existe pas spécialement et exclusivement dans le noyau,

(1) *Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere,* 1874.
(2) *Med. chemisch. Unters. Heft.* IV.
(3) *Unters. über die Nucleine und ihre Spaltungsprod., Strasbourg,* 1881.
(4) *Ueber den Zellkern.* (*Bot. Zeit.* 1882, p. 649).

mais se trouve encore dans le protoplasma, ainsi que semblent le démontrer les recherches de Plötsz, sur le foie, de Reinke sur le plasmode de l'*Œthalium septicum*, de Dragendorf (1) sur les tissus végétaux.

Miescher attribue à la nucléine extraite par lui des spermatozoïdes du Saumon la formule $C^{29}H^{49}N^{9}P^{3}O^{22}$. Kassel admet, pour la nucléine de la levûre, la formule plus complexe:

$$C^{40,81}H^{5,38}N^{15,38}P^{6,19}S^{0,38}$$

D'autre part, nous avons vu que la nucléine ne se comporte pas toujours absolument de la même manière à l'égard des réactifs. On peut donc se demander si ce ne sont là que des modifications d'une seule et même substance, ou si ce sont des corps réellement distincts au point de vue chimique. Cette dernière opinion est admissible d'après Hoppe-Seyler. Pour Miescher, ce seraient des combinaisons faibles d'un principe unique avec d'autres substances qui lui imprimeraient des caractères différents, ou peut-être encore, ce seraient là des substances distinctes mais très voisines les unes des autres et constituant un groupe *sui generis*. Worm Müller (2), Lubawin, Lœnv ont émis des doutes sur l'existence d'une nucléine comme individualité chimique constante. Quoi qu'il en soit, la substance généralement désignée comme *nucléine* présente des caractères chimiques constants qui permettent d'employer ce terme, tout au moins comme désignant un groupe de substances reliées par des propriétés communes. Dans ce sens, on peut dire que la nucléine est difficilement attaquée par le suc gastrique, difficilement soluble dans l'eau, insoluble

(1) *Qualitative und quantitative Analyse von Pflanzen und Pflanzentheilen.*

(2) *Zur Kenntniss der Nucleine* (*Pflugers Archiv.* VIII, 1874).

dans les solutions faibles de sels minéraux, aisément soluble par contre, sous une de ses formes au moins, dans les solutions même affaiblies des alcalis caustiques d'ammoniaque ; elle est soluble encore dans l'acide nitrique concentré et dans l'acide chlorhydrique fumant. Les solutions de sel marin transforment la nucléine en une substance gélatineuse, pâteuse et cohérente. L'iode la colore en jaune, le réactif de Millon en rouge. L'ensemble de ces réactions et la présence du phosphore distinguent la nucléine des autres substances albuminoïdes (1).

Zaccharias propose de nommer *plastine* la substance qui, dans le noyau, correspond à la nucléine insoluble de Miescher et qui, d'après lui, ainsi que nous l'avons dit déjà, ferait aussi partie du protoplasma cellulaire ; il maintient le nom de *nucléine* pour la portion du noyau correspondant à ce que Miescher nomme *nucléine soluble*. Y a-t-il identité complète entre la nucléine soluble et la nucléine insoluble de Miescher d'une part, avec la *nucléine* et la *plastine* de Zaccharias de l'autre? C'est ce que Zaccharias n'ose affirmer d'une manière absolue.

Ce dernier a essayé de contrôler par des observations microchimiques sur certaines cellules végétales, celles du *Phajus grandifolius* en particulier, les données fournies par les procédés macrochimiques, il arrive à conclure que la masse fondamentale constituante du noyau que Schmitz considère comme voisine du protoplasma cellulaire correspond à la *plastine*, et la *chromatine* de Schmitz, à la *nucléine*, en exceptant toutefois le nucléole que Schmitz considère comme également formé de chromatine. Le nucléole, pour Zaccharias, est formé de plastine, et la manière dont se comportent, d'après Balbiani, les nucléoles dans les cellules des larves de

(1) Zaccharias (*Bot. Zeit.*, 1881, p. 61).

Chironomus à l'égard du vert de méthyle, démontrerait suffisamment qu'ils diffèrent chimiquement des disques fortement chromatiques constitués, pour Zaccharias, par de la nucléine; dans son dernier mémoire (1), cet auteur ne fait guère que confirmer les idées émises antérieurement par lui au sujet de la composition du noyau.

D'après Flemming (2), le noyau est essentiellement composé de deux substances; l'une, la *chromatine*, est facile à caractériser par la propriété qu'elle possède de se colorer fortement par l'emploi des réactifs du noyau; le reste est désignée par lui du nom d'*Achromatine* sous lequel il comprend tout ce qui ne se colore pas dans le réticule aussi bien que dans le suc nucléaire. Flemming admettait jadis que la chromatine était partiellement répandue dans le suc nucléaire; il reconnut plus tard que les granulations colorées qu'il y avait observées se montraient à un fort grossissement comme les nœuds d'un délicat réseau résultant peut-être, dit-il, d'un phénomène de coagulation, mais qui pouvait bien aussi exister normalement dans le noyau. Quant au suc nucléaire, il demeurait parfaitement incolore. Il considéra donc la chromatine comme localisée dans le réticule et dans les nucléoles. Le mot de *chromatine* est pris par Zaccharias dans un sens moins large que par Flemming, puisque ce dernier en admet aussi l'existence dans les nucléoles.

Au reste, Flemming reconnaît que bien souvent les nucléoles ne se comportent pas absolument comme la chromatine du réticule. Il paraît admettre aussi que les granulations dites de *chromatine* et les nucléoles pourraient bien ne pas être

(1) *Bot. Zeit.*, 1883.
(2) *Zellsubstanz, etc.*, p. 130.

uniquement formés d'une seule substance. Peut-être, dit-il, existe-t-il dans ces corps un substratum qui ne se colore pas, intimement uni avec une substance essentiellement chromatique.

Strasburger (1) pense que l'expression d'*achromatine* est prise par Flemming dans un sens beaucoup trop large. Puisqu'on est conduit à l'appliquer, non seulement au suc nucléaire et au nucléohyaloplasma des filaments, mais encore aux filaments du fuseau qui se montrent pendant la division indirecte et à la membrane qui, pour Strasburger, dérivent du protoplasma. On ne devrait l'employer, dit-il, que pour désigner cette substance fondamentale qui, dans les filaments nucléaires, réunit les uns aux autres les microsomes, ces derniers correspondant alors tout naturellement à la *chromatine* de Flemming. D'ailleurs, ajoute Strasburger, l'emploi du mot *chromatine* ne serait justifié que si la substance qu'il doit désigner présentait des propriétés tout à fait spéciales, celle par exemple de se colorer d'une manière déterminée au contact de l'eau, de l'air, ou d'un réactif incolore lui même. Il préfère en conséquence désigner les diverses parties du noyau par les termes de *nucléomicrosomes, nucléohyaloplasma*, etc., qui ne reposent, il est vrai, que sur des données morphologiques, mais qui correspondent parfaitement aux faits observés.

Pour ce qui est du noyau en voie de division, nous nous contenterons d'établir, pour le moment, avec Zaccharias, ces deux principes qui résulteront d'ailleurs naturellement de l'histoire que nous allons faire de l'évolution du noyau:

1° La *chromatine* dans le sens employé par Flemming,

(1) *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhaltniss zur Zelltheilung*, 1882.

est tout entière employée à la constitution de la plaque nucléaire.

2° Pendant la division du noyau, ses parties constituantes ne trahissent aucune altération dans leur composition chimique. Ce fait n'exclue pas pourtant la possibilité de modifications que nos moyens d'investigation seraient impuissants à dévoiler.

Des idées diverses et assez divergentes qui ont été admises au sujet de la composition chimique du noyau, il nous est permis de tirer les seules conclusions suivantes :

1° Le noyau est essentiellement composé de matières protéiques voisines de celles qui constituent le protoplasma lui-même, mais distinctes cependant à certains égards.

2° Il existe dans le noyau au moins deux parties distinctes par leurs propriétés physico-chimiques : A, la *chromatine* représentée par les disques ou les microsomes du réseau et peut-être aussi sous une variété spéciale par les nucléoles ; B, une partie non colorable représentée par la substance fondamentale des filaments et par le suc nucléaire. Ces deux matières ne sont elles-mêmes probablement pas identiques, la première étant bien plus réfringente que la seconde, et d'une consistance plus solide.

Nous réserverons le nom de *chromatine* pour la substance colorable par les réactifs spéciaux du noyau. Nous désignerons sous le nom de nucléine, la substance qui constitue la substance fondamentale du réseau des nucléoles, sans avoir en vue une substance particulière, mais simplement pour nous servir d'une expression commode dans la description des phénomènes qui vont faire l'objet des chapitres suivants.

DEUXIÈME PARTIE

Division du noyau.

Nous avons à considérer dans cette partie de notre travail :

1° Les changements qui caractérisent la multiplication du noyau, c'est-à-dire sa division.

2° Le rôle que le noyau peut jouer dans les divers phénomènes dont l'organisme est le siège.

Le noyau peut se diviser par deux procédés distincts avec ou sans métamorphose. Le premier procédé est généralement désigné du nom de ***division indirecte*** ou ***karyokinèse;*** le second est appelé ***division directe*** ou ***segmentation***.

CHAPITRE V.

DIVISION INDIRECTE CHEZ LES PLANTES.

Ainsi que le démontrera suffisamment, nous l'espérons, la suite de ce travail, les phénomènes qui caractérisent la division indirecte du noyau, qu'elle soit ou non suivie de la division de la cellule, peuvent dans leur ensemble se ramener à un certain nombre de phases qui se succèdent à peu près partout de la même manière. Comme on doit s'y attendre, le processus est loin d'être uniforme ; des variations se produisent souvent dans un même tissu. Dans certains cas, les divers stades se laissent observer avec une netteté parfaite; dans d'autres quelques phases paraissent à peine indiquées, ou même entièrement supprimées. Il y a là, en quelque sorte, dans le cycle évolutif du noyau, une condensation analogue à celle que l'on observe dans le développement de plusieurs animaux.

Cependant plus s'accroît le nombre des observations sur les phénomènes que nous avons à décrire, plus on voit s'amoindrir les divergences qui semblent exister entre les divers aspects qu'ils présentent. Bien que l'évolution du noyau ne soit connue dans ses détails que depuis un temps très court, on paraît avoir saisi les lois générales qui président à son développement et les résumer dans un schéma que nous allons essayer de tracer tout d'abord.

Les aspects sous lesquels se présent successivement le noyau pendant sa division sont dus aux changements subis dans leur forme par deux substances: 1° la *substance nu-*

cléaire d'une part (et par ce terme nous désignerons la trame du noyau et les nucléoles), se colorant plus ou moins par les réactifs spéciaux du noyau, tels que le vert de méthyle ; 2° par du protoplasma ou tout au moins par une substance protéique dont les réactions sont à peu près les mêmes que celles du cytoplasma de la cellule. Il y a donc lieu de distinguer deux parties dans les formes qu'offre le noyau en voie de division indirecte : une partie chromatique et une achromatique, bien que leur apparition simultanée ne permette pas d'en séparer l'étude.

Le premier changement que l'on constate dans un noyau qui se prépare à la division consiste dans la transformation de la trame ou réticule nucléaire en un filament continu et pelotonné, si déjà cette disposition n'existait pas dans le noyau au repos. Les nucléoles disparaissent généralement à ce stade. En même temps les microsomes du filament, devenus plus distincts, se fusionnent en disques transversaux alternant avec des disques formés uniquement d'*hyaloplasma*. Le filament ne tarde pas à se segmenter en un nombre déterminé d'éléments dont la forme varie beaucoup ainsi que les dimensions. Leur nombre est généralement assez constant pour une même espèce de cellule. A ce stade, la membrane nucléaire a disparu et le cytoplasma pénètre librement dans la cavité du noyau. D'abord disposés sans ordre, les éléments chromatiques se concentrent dans la région équatoriale où ils s'orientent d'une façon généralement déterminée.

Chacun d'eux subit alors une scission longitudinale qui peut cependant avoir lieu plus tôt ou plus tard, suivant le cas, et les bâtonnets, maintenant en nombre double, mais d'une épaisseur deux fois moindre, se distribuent de part et d'autre du plan équatorial en une sorte de double

disque ou de double couronne dont chaque moitié représente l'ébauche d'un noyau-fille.

Nous n'avons jusqu'ici considéré que les changements survenus dans la portion chromatique. Mais déjà lors de la première fragmentation du filament, ou peu après, ordinairement après la disparition de la membrane, ont apparu tout autour du noyau et rayonnant des pôles vers l'équateur des filaments présentant les réactions générales du protoplasma; leur ensemble offre plus ou moins la forme d'un fuseau, d'où le nom de *filaments du fuseau* qu'on leur donne habituellement. Dans certaines cellules végétales, mais bien plus fréquemment dans les œufs des animaux, on voit d'autres traînées protoplasmiques rayonner tout autour des pôles dans le corps même de la cellule. Ces apparences sont souvent décrites dans les ouvrages sous les noms de *soleils* ou d'*asters*. Les deux groupes formés de part et d'autre du plan équatorial par les bâtonnets chromatiques s'éloignent progressivement l'un de l'autre, et c'est en glissant le long des filaments achromatiques, que les éléments gagnent ainsi les pôles. La région équatoriale laissée libre, montre encore des filaments protoplasmiques unissant, à travers le plan équatorial, les deux ébauches des noyaux-filles; leur nombre se multiplie même généralement à un moment donné: ce sont les *filaments connectifs*. Les filaments du fuseau et les filaments connectifs sont donc les deux éléments représentés par la substance achromatique. Très vraisemblablement d'ailleurs, leur origine est commune. Ainsi se constituent les deux nouveaux noyaux: les bâtonnets, maintenant rassemblés vers les pôles, s'unissent alors l'un à l'autre en un filament continu pelotonné. Celui-ci conserve cette disposition, ou bien le peloton se transforme en une trame réticulée. Un nucléole ou les nucléoles apparaissent, et une membrane délicate vient

séparer du protoplasma ambiant, les deux noyaux désormais complets.

Les filaments du fuseau et les filaments connectifs peuvent disparaître alors, ou bien on voit apparaître sur le trajet de ces derniers et dans le plan de l'équateur, des épaississements ou granulations dont l'ensemble constitue la *plaque cellulaire.* C'est là qu'est sécrétée la nouvelle membrane cellulosique, dans le cas où, chez les végétaux, la division de la cellule doit être complète.

Nous pouvons, dès maintenant, appliquer un nom aux différentes phases du phénomène afin d'éviter des longueurs dans la description que nous avons à en donner. Nous remettrons à plus tard la discussion des termes employés. Nous grouperons donc, pour le moment, de la manière suivante, les divers stades, en mettant en regard de chacun d'eux le terme qui sert ordinairement à les désigner.

I. — Peloton formé par un filament continu; — disposition des nucléoles. (*Phase du peloton* du noyau mère).

II. — Le filament se segmente, la membrane nucléaire se rompt et le protoplasma de la cellule se mêle au suc cellulaire. Apparition du fuseau et disposition des éléments en une sorte de disque équatorial (*plaque nucléaire*), dont le centre peut être libre. (Forme en étoile, en couronne de Flemming).

III. — Les segments nucléaires subissent une scission longitudinale et se distribuent en deux groupes, chacun d'eux affectant une orientation déterminée. (Phase de la *plaque équatoriale, métakinèse* de Flemming).

IV. — Les deux moitiés de la plaque nucléaire ainsi formée s'éloignent vers les pôles, des filaments connectifs se montrent entre elles. Les éléments peuvent alors être rangés en cercle autour d'un champ libre, et offrir une orientation radiaire. *(Forme en étoile des noyaux-filles).*

V. — Dans chaque groupe arrivé au pôle correspondant, les éléments s'unissent en un peloton. (Phase du peloton des noyaux-filles de Flemming.)

VI. — Changement du peloton en un réseau ou persistance du peloton. Apparition des nucléoles et de la membrane nucléaire. (Noyaux-filles au repos.)

Notre voie étant ainsi tracée d'avance, nous décrirons en détail les diverses phases du phénomène d'après les observations les plus récentes, en nous attachant surtout aux exemples qui peuvent nous offrir le plus d'intérêt. Nous étudierons la division indirecte du noyau successivement dans les cellules végétales et animales, puis synthétisant les données acquises, nous recherchons jusqu'à quel point on est en droit d'établir des analogies et des différences à ce point de vue dans les deux règnes organiques.

Les observations les plus récentes que nous possédions au sujet de la division indirecte dans les cellules végétales sont dues principalement à MM. Strasburger, Emil Heuser, Flemming, Guignard. C'est sur leurs travaux que nous aurons à nous appuyer pour exposer l'état actuel de la science Ainsi que nous allons le voir, certains faits ont été diversement interprétés, et bien qu'on paraisse définitivement d'accord sur l'ensemble du phénomène, la question

ne semble pas encore entièrement résolue à d'autres points de vue.

Les résultats aussi nombreux qu'importants obtenus par Strasburger sont consignés dans un certain nombre de traités et de mémoires que nous nous contenterons de citer; mais nous insisterons d'une manière spéciale sur les derniers de ces travaux qui sont l'expression exacte de l'état de nos connaissances sur ce sujet délicat.

Dans les premières éditions de son traité sur la cellule, Strasburger décrit la marche générale du phénomène d'après un très grand nombre d'exemples. Il y expose aussi exactement que le lui permettaient les moyens dont on pouvait disposer alors, les divers changements qui surviennent dans la partie chromatique du noyau, la formation de la plaque nucléaire, l'apparition du fuseau, etc. Mais il admettait alors comme démontrée la formation libre du noyau et de la cellule; cette manière de voir est complètement abandonnée par lui dans la dernière édition de cet ouvrage, publiée en 1880 (1).

Antérieurement à cette date, il avait fait connaître dans son mémoire sur la *fécondation et la division de la cellule* (2) la copulation chez les *Spirogyra*, les *Acetabularia*, les Marchantiées, la formation du pollen chez les Phanérogames, la multiplication des noyaux et la formation des cellules dans le sac embryonnaire, enfin, les phénomènes intimes de la fécondation chez les Phanérogames. Un certain nombre de ces résultats sont complétés et confirmés dans son livre sur les Angiospermes et les Gymnospermes (3).

Dans un travail ultérieur sur la structure et l'accroisse-

(1) *Zelltheil. und Zellb.*
(2) *Ueber Befruch. und Zellbildung.* 1878.
(3) *Die Angiospermen und die Gymnospermen*, 1879.

ment de la paroi cellulaire (1), ce botaniste confirme l'idée précédemment émise par lui que le principal rôle qui soit dévolu au noyau n'est pas de provoquer la division de la cellule, puisqu'on trouve des noyaux en parfait état de conservation dans des cellules désormais incapables de se diviser. D'après cet auteur, le noyau doit avoir à remplir un autre but physiologique, probablement celui de subvenir indirectement à la production des hydrates de carbone et d'autres substances, en régénérant le protoplasma cellulaire au fur et à mesure que ce dernier est dépensé. Dans un nouveau mémoire sur le processus de la division nucléaire et sur les rapports qui existent entre la division du noyau et celle de la cellule (2), l'auteur modifie un certain nombre des idées exposées par lui dans ses précédents ouvrages ; à des observations nombreuses et attentives sur les cellules végétales, il en ajoute d'autres faites par lui sur la Salamandre, dans le but de contrôler certains résultats obtenus par Flemming, et d'élucider certains points controversés. Ces derniers travaux ont été le signal de nouvelles recherches de la part de M. Emil Heuser et de M. Guignard, recherches dont les résultats, publiés dans ces derniers mois, ont amené M. Strasburger à reprendre ses observations, et à les modifier en quelques points essentiels.

Dans son mémoire sur les rapports de la division du noyau avec la division cellulaire, Strasburger faisait connaître le résultat de ses observations sur un certain nombre d'objets, tels que cellules-mères du pollen chez les Phanérogames, cellules-mères des spores de Cryptogames supérieures, sac embryonnaire et endosperme de certaines Phanérogames, etc.

(1) *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute*, 1882

(2) *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung*, 1882.

Dans les cellules-mères du pollen et des spores de Cryptogames supérieures, la marche du phénomène aurait offert quelques particularités qu'on n'aurait pas retrouvées dans les autres noyaux. Dans les cellules-mères du *Fritillaria imperialis*, les premiers stades se succèdent comme nous l'avons précédemment indiqué. Mais après la segmentation transversale du filament, les bâtonnets, disait Strasburger, se reploient sur eux-mêmes, et accolent leurs deux moitiés longitudinalement et d'une manière plus ou moins complète, de façon à prendre la forme d'un Y ou d'un X à branches plus ou moins écartées. Après la rupture de la membrane nucléaire et la formation des filaments du fuseau, les doubles bâtonnets se seraient disposés en une plaque nucléaire, orientés de telle sorte que chacun d'eux aurait dirigé vers les deux pôles, de part et d'autre du plan équatorial, leurs deux branches divergentes, leur pied étant horizontalement placé vers la périphérie. Quelques éléments auraient seuls occupé le centre de la figure, les autres appuyés contre les filaments du fuseau formant tout autour une couronne régulière. Plus tard, chaque bâtonnet se serait dédoublé de nouveau, suivant sa longueur et chaque moitié serait entrée dans la constitution d'une moitié de la plaque nucléaire. Mais ces phénomènes n'auraient caractérisé que le premier degré de la division des utricules mères; chez les deux noyaux-filles le filament nucléaire, pensait Strasburger, oriente simplement ses replis parallèlement les uns aux autres dans la direction du fuseau futur, une flexion se produit sur chacun d'eux dans la région équatoriale, puis la segmentation s'effectue en deux temps, vers les pôles d'abord, à l'équateur ensuite; ainsi se trouvent directement constituées les deux moitiés de la plaque nucléaire. A peu de choses près, les mêmes phénomènes auraient caractérisé la formation du pollen chez le *Lilium croceum*, le *Lilium*

candidum, le *Funkia ovata*, l'*Alstrœmeria Chilensis*, l'*Hemerocallis fulva*, les *Tradescantia*. Chez l'*Hemerocallis fulva*, Strasburger décrit une particularité signalée avant lui, du reste, par Tangl. Pendant que les deux moitiés de la plaque nucléaire s'écartent l'une de l'autre, il arrive souvent que quelques éléments chromatiques, au lieu de marcher vers les pôles, demeurent à l'équateur du fuseau. Les filaments connecteurs se multiplient comme à l'ordinaire, et les bâtonnets demeurés en place sont rejetés vers la périphérie. Lors de l'établissement de la plaque cellulaire, les deux noyaux-filles se trouvent non seulement séparés l'un de l'autre, mais encore des bâtonnets phériphériques, cette plaque se dédoublant pour constituer une paroi propre autour du groupe formé par ces derniers. Ainsi se trouvent constituées trois cellules, dont une plus petite; suivant que cette dernière reste unique ou se divise à son tour, on peut voir apparaître plus tard cinq ou six cellules de deux grandeurs différentes. Mais les grains de pollen produits par les petites cellules, ne diffèrent des autres que par leur taille. Les cellules-mères du *Tradescantia* auraient présenté deux faits intéressants à constater : 1° Un épaississement considérable du filament dans le noyau-mère, et l'apposition de disques empilés si distincts et si volumineux que Baranetzky a pu les comparer aux cellules constituantes d'un filament d'oscillaire; 2° un retard apporté dans la segmentation du filament, laquelle ne s'effectue qu'après que ce dernier a déjà orienté ses replis dans la direction des pôles futurs. Le premier degré de la division chez le *Tradescantia*, aurait donc présenté les mêmes caractères que la division des noyaux-filles en général. Bien que les éléments nucléaires des cellules-mères du pollen soient d'une observation bien moins facile chez les Dicotylédones, à cause de leur faible volume, Strasburger avait été conduit à admettre que tout

s'y passe d'une manière analogue, et il était arrivé au même résultat en ce qui concerne les cellules-mères des spores de l'*Equisetum limosum* et du *Psilotum triquetrum*.

En outre, dans le mémoire dont nous donnons ici une courte analyse, cet auteur signalait dans le noyau des cellules-mères du pollen et des spores, après la disparition des nucléoles, la formation d'un corps très réfringent qui se serait montré généralement vers la périphérie du noyau, et qu'il désignait du nom de *corpuscule sécrété* (*Secretkörperchen*). Ce corpuscule, qui ne peut être considéré comme un nucléole, ni même comme dérivant directement d'un nucléole, offre tout d'abord, dit Strasb .rger, un pouvoir chromatique manifeste, mais qui va s'atténuant peu à peu pour disparaître souvent tout à fait. Le corpuscule lui-même s'évanouit à un stade plus ou moins avancé. La marche générale de la division indirecte, dans les autres tissus, avait donné lieu à quelques remarques intéressantes ; dans tous les cas, jamais Strasburger n'y avait signalé la scission longitudinale constatée par lui dans les cas précédents. Dans l'endosperme du *Fritillaria imperialis*, disait-il, le filament dispose d'abord ses replis dans le sens du fuseau futur, et se segmente aux pôles et à l'équateur, comme au second degré de la division dans les cellules-mères du pollen de la même plante. Puis la branche équatoriale de chaque bâtonnet s'étend en ligne droite, et on y voit naître une courbure qui se transporte, comme une ondulation mobile, jusque vers son extrémité polaire. Ainsi chaque élément passe par une série d'états intermédiaires de la forme d'un M ou d'un J à celle du J ou d'un M renversé. Dans les noyaux du sac embryonnaire de la même plante, Strasburger signalait une modification de ce processus consistant en une orientation d'abord transversale des replis du filament, qui se rompaient alors d'un seul côté. Plus tard, les segments ainsi formés au-

raient subi une seconde segmentation, après avoir dirigé leurs branches dans la direction des pôles. Dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire du *Galanthus nivalis,* l'auteur signalait l'apparition d'un amphiaster comparable à celui que l'on remarque dans les œufs des animaux. Enfin, dans les noyaux des poils staminaux du *Tradescantia*, Strasburger décrivait ce filament comme dirigeant ses replis en sens oblique d'abord, puis parallèlement à l'axe même du fuseau. Dans le sac embryonnaire du *Leucoium æstivum*, cet observateur signalait des fuseaux tripolaires et une tripartition du noyau.

Strasburger terminait l'exposé de ses recherches par la description de quelques processus de division indirecte observés chez les Cryptogames, et destinés à compléter les résultats signalés par lui dans son ouvrage sur la cellule (*Zelltheilung und Zellbildung*). Nous reviendrons plus loin sur quelques-unes de ces observations.

Il résultait de ce mémoire les faits suivants :

1° Dans les cellules-mères du pollen chez les Phanérogames et des spores chez les Cryptogames supérieures, celles du moins qu'avait étudiées Strasburger, dès le premier degré de la division, les éléments nucléaires se reploient et accolent leurs deux branches dans le sens de leur longueur, puis subissent un dédoublement longitudinal.

2° Au second degré de la division, dans ces mêmes cellules, et partout ailleurs d'une façon générale, le filament nucléaire ne subit pas de scission longitudinale, mais bien une double division transversale, s'effectuant ordinairement en deux temps.

Cependant, dans un chapitre où il analyse les observations de Strasburger, et où il compare les résultats obtenus par ce dernier sur les végétaux avec les siens propres, Flemming

dit formellement que la division longitudinale des éléments nucléaires pourrait bien être typique, aussi bien pour les plantes que pour les animaux. Il rapporte en avoir lui-même observé des traces dans des préparations de *Lilium tigrinum* et de *Nothoscordum fragrans*. Nous allons voir comment les prévisions de Flemming viennent de recevoir une entière confirmation.

Dans un récent mémoire, M. Heuser (1) publie quelques observations nouvelles, destinées à compléter les résultats obtenus par Strasburger. Nous en donnerons ici un exposé rapide, en insistant sur les points où les interprétations de l'auteur diffèrent de celles de Strasburger.

L'auteur a étudié l'évolution des noyaux de l'endosperme des Liliacées, et particulièrement celui de la Fritillaire impériale. Au repos, le noyau montre une trame que M. Heuser tend à considérer comme un vrai réseau, d'accord en cela avec les idées de Flemming. Les nucléoles y sont multiples, et la membrane nucléaire se montre extérieurement entourée d'une zone plus dense de protoplasma. Le réseau se transforme en un peloton dont les replis s'étendent parallèlement les uns aux autres, et au petit axe du noyau. Alors s'établit dans le filament cette différenciation en disques alternativement plus clairs et plus sombres, dont il a été déjà question bien des fois. Les nucléoles s'incorporent dans le peloton, et bientôt il n'en reste plus que quelques traces, sous la forme de gouttelettes réfringentes. La segmentation transversale s'effectue alors au niveau des disques clairs, et les bâtonnets qui en résultent, tous reployés d'une façon à peu près égale, se groupent de telle sorte, que leur ensemble, d'après l'auteur, figure une sorte de turban. Survient

(1) *Beobachtungen über Zellkerntheilung* (*Bot. Zeit.*, 1884).

ensuite une contraction, d'où résulte la séparation d'une certaine quantité de suc nucléaire qui vient former une aréole claire autour du noyau ; puis les éléments s'écartent les uns des autres par une de leurs extrémités, tout en restant rapprochés par l'autre, et le groupe qu'ils constituent offre ainsi en coupe optique la forme d'un bouquet ou d'un éventail. Le stade suivant, que l'auteur nomme *phase en étoile*, correspond à la phase dite phase de la *plaque nucléaire* par Strasburger. Mais à ce moment s'accomplit un phénomène qui avait jusqu'alors échappé à l'observation de ce dernier : la scission longitudinale des éléments. Cette scission est préparée, dit M. Heuser, par l'apparition, au milieu de chaque bâtonnet, d'une ligne claire et d'une échancrure à ses deux extrémités. La scission devient bientôt complète, et les éléments nouveaux, d'une épaisseur naturellement moindre que celle des éléments primitifs, demeurent quelque temps juxtaposés deux par deux. Ils s'éloignent ensuite les uns des autres, et à ce moment leur disposition ne semble réglée par aucune loi. Ce désordre n'est toutefois qu'apparent. Par l'étude attentive du phénomène, on se persuade, d'après Heuser, que chaque segment ainsi dédoublé fournit une de ses moitiés à chacun des deux groupes destinés à constituer plus tard les deux noyaux-filles. L'union des éléments en un filament pelotonné continu, l'apparition des nucléoles, la transformation du peloton en un réseau, enfin, la formation d'une membrane nucléaire aux dépens du cytoplasma, sont décrits par l'auteur conformément aux descriptions de Strasburger lui-même, avec cette seule différence que ce dernier n'admettait pas l'existence d'un vrai réseau. Mais M. Heuser insiste d'une manière particulière sur la forme des noyaux-filles, qu'il croit en relations avec la manière dont ces derniers sont nourris par le protoplasma cellulaire. Ces noyaux sont déprimés, d'après lui, vers leur région polaire, et offrent ainsi plus ou

moins la forme d'un rein vu de profil. Il paraît admettre que cette forme est due à ce que les filaments achromatiques du fuseau se dirigent en partie directement du pôle vers l'équateur à travers l'ébauche des noyaux-filles dont ils refoulent doucement les éléments vers la périphérie. On n'en voit tout d'abord aucune trace dans la zone équatoriale, mais plus tard les filaments achromatiques se continuent directement d'un pôle à l'autre. Ainsi, d'après M. Heuser, les filaments du fuseau et les filaments connectifs ne constituent qu'une seule et même formation. Mais aux filaments connectifs primitifs s'en ajoutent d'autres, avant l'établissement de la plaque cellulaire ; ces derniers, d'ailleurs, ne diffèrent en rien de ceux qui se montrent tout d'abord.

C'est par leur surface déprimée où ils ne sont nullement limités à l'égard du cytoplasma que se nourrissent ces noyaux-filles, et c'est aussi vers ce point, dit M. Heuser, que les éléments primitivement disposés en couronne commencent à former un réseau et que des nucléoles apparaissent.

La disposition radiaire du protoplasma cellulaire signalée par Strasburger chez l'*Hyacinthus*, est en relation avec l'apport de substance alimentaire vers le pôle. M. Heuser s'est assuré que cette orientation du protoplasma est plus générale qu'on ne serait disposé à l'admettre au premier abord; car il a, dit-il, réussi à en faire apparaître au moins des traces par l'emploi d'une lessive de potasse et d'une solution de sel marin, là où on ne pouvait l'observer directement.

M. Heuser a étendu ses observations à un certain nombre d'autres objets, tels que le revêtement du sac embryonnaire chez le *Galanthus nivalis*, le *Lilium croceum*, l'*Hyacinthus orientalis*, le *Leucoium æstivum*, l'*Helleborus fœtidus*, certains méristèmes de plantes supérieures, et partout, il a pu cons-

tater que la marche du phénomène est essentiellement la même.

En résumé, les points principaux sur lesquels M. H. Heuser a émis des idées différentes de celles de Strasburger, peuvent être formulées de la manière suivante :

1° Il existe un vrai réseau dans les noyaux au repos.

2° La paroi nucléaire consiste en un réseau à mailles étroites, en relation, d'un côté, avec la trame cytoplasmique, de l'autre avec la charpente nucléaire. D'accord avec Strasburger, l'auteur admet, d'ailleurs, que les nucléoles sont des réserves nutritives.

3° Déjà dans la phase du peloton, le filament nucléaire se divise en un nombre déterminé de segments ; mais c'est la seule segmentation transversale dans les cas signalés. La seconde division a lieu suivant la longueur des éléments.

4° Jusqu'au moment où s'effectue cette scission longitudinale, il ne s'établit aucune répartition des bâtonnets en deux groupes correspondant aux deux noyaux-filles, et il ne saurait être, par conséquent, question d'une double plaque nucléaire.

Ces deux points importants actuellement reconnus par M. Strasburger, avaient été déjà signalés par M. Guignard dans une note publiée dans les comptes-rendus de l'Académie, en septembre 1883, antérieurement par conséquent au mémoire de M. Heuser.

5° Les filaments achromatiques du fuseau et ceux qui réunissent, sous forme de filaments connecteurs, les deux ébauches des noyaux-filles, constituent une seule et même formation, mais ils ne pénètrent que tardivement dans la région équatoriale, après la séparation des deux groupes d'éléments.

6° Pendant leur jeunessse, les noyaux-filles sont déprimés

vers leur région polaire, ce qui favorise l'apport de substance nutritive qui leur arrive du protoplasma cellulaire.

Ainsi que nous l'avons indiqué déjà, avant la publication du mémoire de M. E. Heuser, M. L. Guignard faisait brièvement connaître le résultat de ses recherches personnelles sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Il disait formellement dans cette note qu'à un instant donné, « il se fait dans chaque bâtonnet ou segment, une *division longitudinale* (et non transversale, comme on l'a dit pour les végétaux), analogue à celle que plusieurs zoologistes ont vue chez les Batraciens, et qui double par conséquent le nombre des segments primitifs. » Cette note vient d'être complétée par la publication d'un important mémoire (1), dans lequel les conclusions énoncées, il y a quelques mois par M. Guignard, sont confirmées par l'exposé d'observations nombreuses faites sur divers tissus végétaux. Dans les cellules-mères du *Lilium Martagon*, premier objet étudié par l'auteur, il a pu s'assurer que l'ensemble du phénomène est bien tel que l'avait observé Strasburger dans les utricules polliniques : épaississement et condensation du filament, fragmentation de ce dernier, accolement plus ou moins complet des deux branches de chaque segment, disposition du nucléole dont le pouvoir chromatique s'atténue peu à peu, résorption de la membrane nucléaire et mélange du cytoplasma avec le suc nucléaire ; orientation des segments autour du centre vers lequel ils dirigent le côté où s'est opérée la courbure primitive (la direction des bâtonnets, chez le *Fritillaria persica*, est inverse d'après la

(1) Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux, par M. L. Guignard. — Ann. Sc. nat., 6e série, 1884.

description et les figures données par Strasburger) (1) ; apposition des filaments achromatiques du fuseau et disposition des éléments en une plaque nucléaire dont ils laissent le centre libre (disposition en *couronne* de Flemming). Chacun des éléments ou bâtonnets, dont le nombre s'élève à douze, se partage ensuite longitudinalement et chaque moitié entrera dans la constitution d'un noyau-fille ; survient alors la séparation des deux moitiés de la plaque nucléaire, et les segments, plus ou moins courbés en V ou en hameçons à courbure dirigée vers les pôles, arrivés vers chacun de ces derniers, s'y soudent pour constituer les deux noyaux-filles. L'apposition de la plaque cellulaire sur le trajet des filaments connecteurs se produit ainsi que l'indique Strasburger. La division des noyaux-filles semble différer au premier abord de celle des noyaux-mères. «Dans ce dernier, les douze segments provenant de la division du filament rapprochaient leurs moitiés pour les accoler en un bâtonnet droit; dans les noyaux-filles, le filament dirige d'abord ses replis suivant le grand axe du fuseau avant de se segmenter.» Une fois formés, les segments des noyaux-filles semblent accrochés dans la région équatoriale, par leur partie recourbée, puis chacun d'eux rétracte son extrémité polaire pour la rapprocher de l'autre ; la soudure longitudinale n'a pourtant pas lieu ou est très imparfaite. Les segments se divisant alors à leur point de flexion, on en trouve vingt-quatre comme au stade correspondant chez le noyau-mère. « Le nombre des éléments qui doivent constituer les noyaux-filles se trouve donc, en définitive, être le même, dit M. Guignard, mais la marche du phénomène paraît, en quelque sorte, précipitée. » La seule différence entre ce

(1) Comparez pl. 1, fig. 8 et 9 du mémoire de M. Guignard, avec les fig. 18, 20, 21 et 22, pl., 1 du travail de Strasburger. (*Ueber den Theilungsvorgang, etc.*)

qui se passe dans le noyau-mère et dans le noyau-fille proviendrait donc de ce que, chez ces derniers, les deux branches de chaque élément se sépareraient l'une de l'autre avant de s'accoler, de telle sorte qu'il n'y aurait pas, à proprement parler, de segmentation longitudinale. — Chez l'*Allium ursinum*, la division du noyau dans les utricules mères du pollen est essentiellement la même; mais le nombre des segments primitifs est de huit seulement; la soudure des branches dans les noyaux-filles est incomplète aussi dans le *Lilium*, bien que plus prononcée qu'au stade correspondant. Les autres cas de ce genre observés par M. Guignard lui ont fourni des résultats analogues, avec des modifications sans importance. Ainsi chez l'*Alstrœmeria Pelegrina*, au stade de la plaque nucléaire, dès le premier degré de la division, on rencontre huit bâtonnets, dont un placé dans la partie centrale. Il est à remarquer que la figure que donne M. Guignard de cette disposition (fig. 32) concorde parfaitement avec les figures 20, 21 et 22 données par Strasburger pour le *Fritillaria persica* (1). Au second degré de la division chez l'*Alstrœmeria*, l'orientation des bâtonnets des segments précède l'accolement longitudinal de leurs deux branches, toujours imparfait, d'ailleurs. La séparation des deux moitiés de la plaque nucléaire se fait ici d'une façon spéciale, par une sorte de traction exercée vers les pôles, que quelques segments peuvent même atteindre avant de se diviser.

Quoi qu'il en soit, tous ces cas peuvent être ramenés à un seul et même schéma, caractérisé par cet accolement des deux branches des segments, suivi d'une séparation complète en deux moitiés suivant leur longueur. Il n'en est pas de même des Orchidées étudiées à ce point de vue par M. Gui-

(1) *loc. cit.*, *pl.* 1, fig. 20-22.

gnard. Dans son mémoire, ce savant a complété certaines observations publiées par lui dans un mémoire antérieur (1). Ainsi chez le *Listera*, le filament, après s'être tout d'abord contracté, se fragmente en seize segments diversement recourbés en U ou en S, qui s'orientent dans la direction des fils achromatiques. Il ne se fait point ici d'accolement longitudinal; mais les branches de chaque segment en forme d'U se recourbent en dedans, de manière à former deux crochets disposés en sens inverse; ils tendent à s'éloigner l'un de l'autre par suite d'un redressement et d'un étirement qui se fait entre eux dans la partie réunissant les deux branches de l'U primitif. Bientôt la séparation devient complète par la rupture du pont qui réunissait les deux moitiés de chaque segment. Les noyaux-filles se constituent, mais contrairement à ce qui a lieu généralement chez les Monocotylédones, il ne se montre pas entre eux de plaque cellulaire chez les Orchidées. La formation des quatre noyaux-filles s'effectue comme à l'ordinaire, puis les cloisons se montrent simultanément. Chez d'autres Monocotylédones, les cellules-mères du pollen ont les noyaux bien moins riches en chromatine, ce qui rend l'observation du phénomène moins facile : telles sont l'*Agapanthus umbellatus*, le *Tricyrtis hirta*, etc. On peut néanmoins s'assurer que les différentes phases de la division présentent les mêmes caractères que dans les *Lilium* et autres cas analogues. Chez les *Funkia*, *Uropetalum*, *Hemerocallis*, etc., les modifications qu'on rencontre sont d'ordre tout à fait secondaire.

M. Guignard a étudié ensuite la division du noyau dans les cellules de l'albumen, et dans le sac embryonnaire avant la fécondation, chez un certain nombre de Phanérogames. Dans les cellules de l'albumen du *Lilium martagon*, le

(1) Développement de l'anthère et du pollen chez les Orchidées.

filament nucléaire se coupe en un certain nombre de segments enchevêtrés les uns dans les autres, puis la membrane nucléaire disparaît. Les bâtonnets redressent leurs extrémités tournées vers les pôles, tandis que leurs portions équatoriales restent infléchies et comme accrochées les unes avec les autres. Ainsi orientés, au nombre de vingt-quatre, en une double plaque nucléaire, les éléments s'aplatissent d'abord en forme de ruban, puis se dédoublent longitudinalement, et leurs moitiés se recourbent plus ou moins pour prendre la forme définitive d'un U, à courbure dirigée vers les pôles. Les deux moitiés de la plaque nucléaire s'écartent ensuite l'une de l'autre, et les noyaux-filles se constituent de la manière ordinaire. La plaque cellulaire est, suivant les cas, transitoire, ou bien elle persiste, et une cloison cellulosique lui succède. Rappelons ici que d'après M. E. Heuser, qui est d'accord avec M. Guignard (1), jusqu'au moment de la scission longitudinale des éléments, il ne peut être question d'une double plaque nucléaire dans laquelle les éléments des deux noyaux futurs sont déjà répartis en deux groupes ; les deux moitiés provenant de la scission longitudinale de chaque segment se distribuent alors dans chacune des deux moitiés de la plaque nucléaire (2).

M. Guignard, dans le cas présent, ne parle pas d'une distribution semblable des segments divisés suivant leur longueur. Il est aisé de voir d'ailleurs, par les exemples précédemment cités d'après Strasburger, quel est le point capital sur lequel son opinion était différente de celle de M. Guignard, le premier admettant simplement une segmentation transversale s'accomplissant en deux fois.

Dans le sac embryonnaire de la même plante, d'après

(1) *loc. cit.*, p. 26, fig. 27.
(2) *Beobachtungen über Zellkerntheilung* (*Bot. Centralblatt*, 1884. p. 84).

M. Guignard, la charpente nucléaire offre un véritable réseau et plusieurs nucléoles. Le réseau se change en un peloton, en contact avec la paroi sur plusieurs points, et les microsomes disparaissent. Bientôt le filament se segmente, et les fragments qui en résultent, repliés en U ou en hameçons, se disposent en étoile dans le plan équatorial, puis se divisent longitudinalement indépendamment du fuseau achromatique normal; on remarque encore aux deux pôles des asters analogues à ceux qu'on observe dans les cellules animales. Les noyaux-filles, une fois constitués, sont séparés par une grande vacuole. Les deux nouveaux noyaux se divisent ensuite eux-mêmes, sans qu'il se produise entre eux de cloison cellulosique. Les phénomènes qui se passent avant la fécondation sont, dans tous les cas, analogues à ceux qui se passent après la fécondation dans les noyaux libres ou contenus dans les cellules déjà formées de l'albumen. La formation de l'albumen, chez le *Pedicularis sylvatica*, le *Viola Koppii*, le *Clematis maritima*, présente des faits parfaitement comparables à ceux qui viennent d'être exposés.

En résumé, d'après M. Guignard, la division des noyaux présente six phases chez les végétaux comme chez les animaux :

1° Forme pelotonnée du noyau-mère ;

2° Segmentation du filament ;

3° Etoile ou plaque nucléaire du noyau-mère ;

4° Dédoublement longitudinal des éléments de la plaque nucléaire ;

5° Etoile des noyaux-filles ;

6° Forme pelotonnée des noyaux-filles.

Les faits suivants résultent donc du mémoire que nous venons d'analyser :

1° Dans les cellules-mères du pollen chez les Phanérogames, d'une manière générale au moins, la division du

noyau au premier degré est caractérisée par une segmentation transversale du filament et un reploiement des bâtonnets dont les deux branches s'accolent. Leur nombre est ensuite doublé par suite d'une scission longitudinale. Cette manière de voir ne diffère donc en rien de celle qu'adoptait précédemment Strasburger au sujet de la division dans ces cellules-mères. — Au second degré de la division, l'accolement longitudinal n'a pas lieu, ou demeure imparfait, et la scission longitudinale est alors remplacée par une seconde division transversale.

2° Chez les Orchidées étudiées, les éléments nucléaires n'accolent pas leurs deux branches longitudinalement, et la seconde division, au lieu de s'effectuer dans le sens de la longueur, est le résultat d'une sorte de traction d'où résulte une seconde division transversale.

3° Les noyaux de l'albumen et du sac embryonnaire n'offrent qu'une seule segmentation transversale du filament. La seconde division est longitudinale, comme l'admet M. Heuser.

Nous reviendrons un peu plus loin sur les conclusions générales que M. Guignard tire des observations dont nous venons de faire un exposé rapide. Ces faits, avons-nous dit, ont amené Strasburger à reprendre son étude du noyau, et à modifier sur plusieurs points les idées émises antérieurement par lui. L'analyse que nous allons faire de son dernier mémoire (1) fera connaître, je l'espère, assez exactement l'état de la question qui semble actuellement résolue, au moins dans ses lignes essentielles.

Strasburger décrit tout d'abord la division nucléaire dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire du *Fritillaria imperialis*. Au repos, le noyau montre une charpente chro-

(1) *Die Controversen der indirecten Kerntheilung*, 1884.

matique, dont les filaments laissent voir de nombreux microsomes sous forme de granulations, plusieurs nucléoles et une membrane limitante finement poreuse, que l'auteur persiste à considérer comme formée par le cytoplasma. Le suc nucléaire est assez épais, et ne laisse reconnaître aucune structure, mais peut se colorer légèrement à l'aide de certains réactifs.

Les phénomènes qui préludent à la division du noyau, et que M. Strasburger comprend actuellement sous la dénomination de *prophases*, consistent dans la transformation du réseau (1) en un peloton; le filament s'épaissit, les microsomes s'y disposent en plusieurs séries, et bientôt se fusionnent pour former des portions renflées en tonneau (*disques de microsomes*) qui alternent avec des disques d'hyaloplasma. La substance des microsomes a notablement augmenté, probablement aux dépens de l'hyaloplasma. Le filament devient toujours plus épais et plus court; le nucléole est intact encore, mais le suc cellulaire a perdu tout son pouvoir chromatique. Sans doute, pense Strasburger, la substance colorable qu'il recélait au début, a servi à nourrir le filament nucléaire. Les nucléoles disparaissent alors peu à peu, et le suc cellulaire reprend son pouvoir chromatique, ce qui semblerait indiquer que la substance des nucléoles se diffuse dans ce suc au lieu de se fondre directement dans le filament nucléaire. La paroi du noyau disparaît à son tour, et le filament se fragmente ordinairement après, mais parfois aussi avant la destruction de cette dernière. Le cytoplasma se mélange au suc nucléaire qui devient alors granuleux, et de fines stries parallèles au grand axe se montrent dans le noyau. Les segments nu-

(1) Nous avons vu dans la première partie de ce travail quel sens Strasburger attacha actuellement à ce terme de réseau.

cléaires, fortement recourbés, se disposent transversalement, et dirigent d'un même côté du noyau les extrémités libres des lacets, de l'autre leurs courbures. Plus tard, leur direction change ; une moitié d'entre eux tournent leurs extrémités libres vers un des pôles, l'autre moitié les tournent vers l'autre pôle. A ce moment, les filaments achromatiques se montrent plus distinctement, et ils jouent probablement le rôle de conducteurs dans l'arrangement des segments nucléaires. Ainsi se constitue la *plaque nucléaire*. Strasburger préfère cette dénomination à celle de *forme en étoile*, usitée par Flemming, comme ayant une application plus générale. Les filaments du fuseau laissent voir de fins microsomes ; ils ne se rencontrent pas au pôle qui affecte la forme d'un disque. Les segments ne se divisent pas une seconde fois à l'équateur, comme l'admettait autrefois Strasburger, mais chacun d'eux présente une longue branche dirigée vers l'un des pôles, et une branche plus courte dirigée parallèlement au plan de l'équateur. Leur segmentation longitudinale s'annonce par un aplatissement en forme de ruban, et chaque élément présente alors, vers son point de courbure, une torsion de 180°, de telle sorte que sa courte branche est en contact par la tranche avec le plan de l'équateur. Les éléments qui occupent le centre de la figure sont sensiblement parallèles les uns aux autres ; mais ceux de la périphérie sont plus ou moins inclinés sur le plan de l'équateur. — Bientôt la division longitudinale s'effectue, comme l'admettent M. Heuser et M. Guignard, mais la répartition des nouveaux segments qui en proviennent dans les deux ébauches des noyaux-filles se produirait d'une façon assez compliquée, d'après Strasburger. Les bâtonnets d'une même paire se séparent tout d'abord vers la région équatoriale, tandis qu'ils demeurent plus ou moins longtemps en contact vers le pôle. L'un des deux éléments ainsi dédoublés glisse

le long de l'autre qui demeure en place, et émigre ainsi lentement dans l'autre moitié du noyau ; le premier replie plus ou moins fortement sa branche équatoriale. Les éléments périphériques qui sont inclinés sur le plan de l'équateur, distribuent simplement leurs deux moitiés dans les deux groupes ; pour cela, à en juger d'après les figures données par Strasburger, ces deux moitiés s'écartent l'une de l'autre par leur extrémité équatoriale, en tournant autour de leur extrémité périphérique comme autour d'un pivot. Il résulte de ce mouvement que les segments nouveaux provenant d'un élément périphérique, dirigent chacun vers un pôle la partie primitivement placée vers l'équateur. Il s'établit ainsi, vers le milieu du noyau, une zone équatoriale qui va s'élargissant peu à peu, que traversent des portions de bâtonnets rectilignes ; ces derniers ne sont autres que les segments qui ont émigré, comme il vient d'être dit, en glissant le long de leurs congénères. Cette zone (*Umlagerungszone* de Strasburger) est limitée par deux surfaces, constituées : 1° par les branches équatoriales, fortement sinueuses, des segments restés en place ; 2° par les extrémités légèrement infléchies de ceux qui ont émigré.

Pendant ce mouvement, les extrémités polaires de deux segments-filles peuvent se séparer, ou garder leurs connexions ; dans ce dernier cas, l'extrémité du segment qui reste en place se recourbe pour suivre l'extrémité du segment qui s'en sépare et l'accompagner jusqu'à la limite de la zone équatoriale. Là, dans tous les cas, la séparation complète a lieu. Les deux groupes ainsi constitués se séparent de plus en plus ; les branches équatoriales des segments demeurés en place se raccourcissent, et tous tendent à prendre une forme de plus en plus semblable. Il résulte de ce mode de répartition, que les bâtonnets dirigent vers les pôles, les uns leur extrémité polaire primitive, les autres

leur extrémité équatoriale. Avec la segmentation longitudinale, s'achèvent les stades nommés *prophases* par Strasburger; ce savant propose de nommer *métaphases* les stades qui commencent au moment où la scission longitudinale est achevée et où les segments constituent une plaque équatoriale, jusqu'à la séparation complète des deux groupes; enfin, il nomme *anaphases* les divers stades qui se succèdent depuis cette séparation jusqu'à l'achèvement des noyaux-filles. Les filaments achromatiques du fuseau et les filaments connectifs s'établissent à la manière ordinaire, et se comportent chimiquement comme le cytoplasma. Le suc nucléaire seul communique à la substance interposée à ces filaments la propriété de se colorer légèrement par les réactifs colorants du noyau. Plus tard, les filaments achromatiques se retirent de la zone centrale, qui perd aussi avec le suc nucléaire la faculté de se colorer ; les filaments connectifs qui traversent maintenant cette zone sont plus rares, mais plus épais et plus distincts. Les bâtonnets, d'abord presque droits, commencent à se contracter et à s'épaissir, puis ils se replient en divers sens et finissent par se souder bout à bout. Une membrane nucléaire se montre alors autour des deux noyaux-filles dont le filament commence à montrer des granulations irrégulièrement distribuées.

Les filaments connectifs ne sont plus alors en rapport direct avec les noyaux, et la portion chromatique du suc nucléaire semble avoir presque entièrement disparu de cette région, absorbée probablement par les noyaux. Ce qui en reste encore se concentre vers les deux surfaces de la région équatoriale; là seulement se montrent encore les filaments connecteurs, sur le trajet desquels apparaît la plaque cellulaire; mais comme aucune cloison ne doit se former entre les noyaux-filles, tout disparaît bientôt. Ces derniers sont quelquefois,

mais non constamment, d'après Strasburger, déprimés vers les pôles comme les décrit M. Heuser. Les nucléoles apparaissent ensuite d'abord dans la région équatoriale des noyaux. Le filament nucléaire devient plus délié, ses microsomes sont disposés maintenant en une série simple, et la quantité d'hyaloplasma y augmente en proportion plus considérable que la substance des microsomes.

Tandis que dans les noyaux du revêtement pariétal du sac embryonnaire du *Fritillaria*, les replis du filament sont transverses au début, ils sont parallèles à l'axe du noyau dans l'albumen de la même plante. Les deux modes d'orientation se rencontrent çà et là réunis dans le sac embryonnaire du *Lilium croceum*. D'après Strasburger, cette orientation des replis aurait sa raison d'être dans la direction de la division précédente, et, en effet, dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire de la Fritillaire, les divisions successives se font sensiblement à angle droit les unes par rapport aux autres, tandis qu'elles s'effectuent dans le même sens dans l'albumen. Ainsi que l'annonçait Strasburger, dans ses publications précédentes, les replis se dirigent donc parallèlement à l'axe du noyau, dans l'albumen de la Fritillaire, et conservent une inflexion vers l'équateur ; la fragmentation s'effectue tout d'abord vers les pôles, puis dans la région équatoriale. La scission longitudinale et la distribution des segments-filles a lieu suivant le même mode que dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire. Chez les *Lilium*, tout se passe dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire à peu près de la même manière que chez le *Fritillaria*. Chez le *Galanthus nivalis*, les noyaux de la même région laissent voir une fusion de nucléoles que Strasburger avait précédemment décrite comme un phénomène de segmentation. Cet observateur rappelle dans son nouveau mémoire, la formation de ces amas protoplasmiques finement

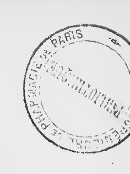
striés qu'il avait décrits précédemment; il y voit une preuve en faveur de son opinion sur l'origine des filaments du fuseau, et sur le rôle de ces derniers à l'égard des éléments chromatiques. Les replis du filament s'étendent dans la direction du fuseau futur, et se différencient en disques de deux réfringences différentes. Le nucléole se fragmente, et les divers fragments s'appliquent contre le filament auquel ils servent d'aliment. Les replis s'ouvrent alors vers les pôles d'abord, puis vers l'équateur ; les segments ainsi produits se divisent longitudinalement, et les moitiés nouvelles se répartissent de la même manière que chez la Fritillaire, avec cette différence que les connexions polaires de presque toutes les paires de segment sont rompues. Les phénomènes sont presque identiques chez le *Leucoium æstivum*. Chez l'*Hyacinthus orientalis*, tout se passe à peu près comme chez le *Fritillaria* ; mais ici les asters se montrent aux deux pôles du noyau, ainsi que nous l'avons dit ailleurs.

Les Dicotylédones possèdent, en général, de trop petits noyaux pour qu'on y puisse facilement observer la scission longitudinale. Cependant on l'aperçoit aisément dans le revêtement du sac embryonnaire de l'*Helleborus viridis*. L'analogie nous conduit à supposer qu'il en est de même chez le *Viola tricolor*, le *Dictamnus albus*, etc.

Strasburger revient ensuite aux amas de matière sécrétée qu'il avait signalés précédemment (1) dans les cellules-mères des grains de pollen et dans les cellules-mères des spores des Cryptogames supérieures. Il propose de nommer ces corps nucléoles secondaires (*nebenkerkörperchen*) ou *paranucléoles*. Ce dernier terme est préférable, le premier ayant été employé pour désigner les nucléoles qui, dans certains noyaux, existent avec un nu-

(1) *Loc. cit.*

cléole principal. Chez le *Fritillaria persica*, on voit le paranucléole apparaître après la disparition du nucléole, alors que le réseau s'est changé en un peloton délicat, facile à contracter par les réactifs. Il naît contre la paroi du noyau sous forme d'un corps lenticulaire très réfringent, aplati d'abord, puis de plus en plus épais. Il jouit tout d'abord du même pouvoir chromatique que le nucléole, mais il le perd peu à peu. Le lieu où il apparaît, le moment de sa formation, ses propriétés, distinguent seuls le paranucléole des vrais nucléoles ; cependant Strasburger fait remarquer que dans les noyaux pariétaux du sac embryonnaire du *Leucoium*, on peut voir une portion du nucléole entrer en solution en dehors de la figure nucléaire. Le paranucléus a certainement un rôle physiologique spécial à jouer dans ces cellules-mères; Strasburger considère comme possible qu'il puisse servir à former les nucléoles des noyaux-filles. Le suc nucléaire paraît emprunter une partie de sa consistance à la substance du paranucléole, car dès que ce dernier est sécrété, le peloton se contracte aisément, ce qui n'a plus lieu après la disparition du paranucléole. Pour ce qui est de la figure chromatique dans l'utricule-mère du pollen du *Fritillaria persica*, Strasburger modifie plusieurs des idées émises à ce sujet dans son dernier mémoire. En premier lieu, au repos, le noyau présente un réseau délicat ; en second lieu les segments ne se reploient pas, comme il l'avait cru, pour accoler leurs deux branches l'une contre l'autre; mais ils se contractent, deviennent plus courts et plus épais, rubanés, puis ils se divisent longitudinalement. Les deux segments jumeaux restent plus ou moins accolés et présentent ces formes en Y et en X que Strasburger avait décrites autrefois comme résultant d'un accolement longitudinal imparfait. Ici, par conséquent, cet observateur n'est pas absolument d'accord avec M. Guignard qui maintient la réalité



d'un accolement des deux moitiés d'un même filament avant sa scission suivant la longueur. A ce stade, le suc nucléaire ne contient aucun élément figuré; mais plus tard on le voit traversé par de fins filaments cytoplasmiques qui se relient à la paroi du noyau. Cette dernière disparaît, le cytoplasma pénètre dans la cavité nucléaire, et les filaments du fuseau apparaissent. D'abord refoulés vers l'intérieur, les segments s'orientent en s'appuyant contre les filaments achromatiques sur l'origine et la signification desquels Strasburger maintient ses idées anciennes.

Le fuseau complètement formé montre une plaque nucléaire dont les éléments, généralement en forme d'Y, dirigent leur pied vers la périphérie, et leurs deux branches respectivement vers les deux pôles, appuyées contre des filaments achromatiques. Dans l'intervalle des filaments du fuseau, le cytoplasma se montre finement granuleux, et pourvu de stries moins continues et moins accentuées que ces filaments eux-mêmes. La plaque nucléaire se divise alors, chaque élément se dédoublant dans le sens de la longueur, à partir des deux branches de l'Y ; ces dernières s'orientent respectivement vers chacun des pôles, en jouant sur leur point de contact comme sur une charnière, et se recourbent aussitôt en crochet vers leur extrémité polaire. Les deux groupes se séparent alors l'un de l'autre, et les éléments en forme d'U renversé atteignent bientôt les pôles où ils affectent une disposition radiaire. Ils s'épaississent, recourbent leurs extrémités, et s'unissent en un filament continu, après avoir pris un aspect moniliforme. Une membrane nucléaire apparaît alors autour des noyaux-filles, les filaments connecteurs augmentent de nombre, et la plaque cellulaire apparaît. Plus tard, les noyaux-filles grandissent, le filament devient granuleux, les replis sinueux s'étendent, et on ne voit pas apparaître de nucléoles. Enfin, les replis s'allongent dans le

sens du fuseau futur, et la membrane nucléaire disparaît. Les replis se divisent ensuite, vers les pôles d'abord, puis vers l'équateur, et les éléments s'orientent en une plaque nucléaire dont le centre est libre, puis se divisent dans le sens de leur longueur. (La phase correspondante dans le noyau-mère, s'effectue alors que la membrane nucléaire existe encore, et nous avons vu les éléments se répartir contre cette dernière). Les bâtonnets ainsi divisés se séparent et se partagent entre les deux groupes d'éléments qui s'éloignent bientôt vers les deux pôles sans subir aucune flexion, le long des filaments du fuseau. Plus tard seulement, ils deviennent plus courts et plus épais, s'unissent en un filament continu, et le noyau se constitue suivant le mode ordinaire. Pour ce qui est de la formation du pollen chez l'*Hemerocallis fulva*, Strasburger n'ajoute rien à la description antérieurement donnée par lui; mais il admet ici encore que ce qu'il avait interprété autrefois comme un accolement des deux branches de chaque segment reployé résulte simplement d'une scission longitudinale. Dans les cellules-mères des *Tradescantia*, les phénomènes qui apparaissent à la première division sont comparables à ceux qui se montrent dans la division des noyaux-filles chez d'autres Monocotylédones. On voit, en effet, les replis du filament se diriger dans la direction du fuseau futur, se rompre aux pôles d'abord, puis à l'équateur et un certain nombre de segments recourbés. Ceux-ci se divisent alors longitudinalement, et les nouveaux bâtonnets se répartissent dans les deux moitiés de la plaque nucléaire.

Strasburger a étendu ses observations aux Dicotylédones. Dans la formation du pollen chez les Hellébores, les phénomènes sont tellement semblables à ceux qu'on observe chez les *Fritillaria* et les *Lilium*, qu'une seule description pourrait s'appliquer aux uns et aux autres, mais ici les

quatre cellules-filles se trouvent délimitées en même temps par la formation des plaques cellulaires, et plus tard des parois cellulosiques. La scission longitudinale des éléments, d'après Strasburger, a lieu très probablement de la même manière chez le *Glaucium fulvum*, dans les cellules-mères des spores de l'*Equisetum limosum*, où l'on peut constater la présence d'un paranucléole. Dans les cellules-mères des spores du *Psilotum triquetrum*, aucun doute ne peut être émis touchant la réalité d'une scission longitudinale des éléments qui peut être aisément et directement observée.

Malgré ses observations nombreuses, Strasburger n'a pu cependant constater la segmentation longitudinale dans les noyaux des poils staminaux des *Tradescantia*, pendant la vie. Les replis du peloton s'orientent d'abord obliquement, comme il a été dit déjà, et le protoplasma de la cellule s'amasse alors aux deux pôles. Les granulations du filament disparaissent alors, et ce dernier devient homogène. Il est ensuite impossible d'observer exactement ce qui se passe jusqu'au stade où déjà sont constituées les deux moitiés de la plaque nucléaire. Les bâtonnets qui les composent sont très longs, et atteignent les pôles vers lesquels ils sont légèrement recourbés. Les deux groupes s'éloignent rapidement l'un de l'autre, et la substance hyaline qui leur est interposée s'augmente vraisemblablement grâce à la pénétration du protoplasma accumulé aux pôles. Plus tard, ces filaments connectifs se multiplient, et l'ensemble qu'ils constituent prend l'aspect d'un tonneau. Enfin apparaît la plaque cellulaire. L'analogie qu'on remarque, d'ailleurs, entre les phénomènes que l'on observe dans les poils des *Tradescantia* et ceux décrits précédemment chez le *Galanthus nivalis*, laissent présumer que la scission longitudinale des éléments se produit dans un cas comme dans l'autre, et permet

d'assurer que c'est là un phénomène tout au moins très-général.

Dans son dernier travail, Strasburger n'a pas repris ses observations sur les Cryptogames. Nous nous contenterons de mentionner ici la division indirecte du noyau chez les *Chara* et *Spirogyra minuscula* telle que la décrivait antérieurement cet auteur.

Chez les *Chara*, les noyaux au repos montrent, dit-il, une charpente assez serrée, et plusieurs nucléoles pourvus de vacuoles. La plaque nucléaire apparaît comme formée de fines granulations. On observe des fuseaux achromatiques très courts avec les filaments presque parallèles. L'ébauche des noyaux-filles est très large.

Chez le *Spirogyra majuscula*, le noyau au repos présente une charpente plus ou moins serrée avec un ou plusieurs nucléoles. Dans les cas où la trame nucléaire est peu serrée, Strasburger croit à l'existence d'un filament continu; toutefois il avoue ne pouvoir établir le fait avec certitude. On voit d'abord du protoplasma s'amasser aux deux surfaces terminales du noyau, et montrer une tendance à se différencier en filaments perpendiculaires à ces dernières. Le noyau devient alors presque quadrangulaire, puis biconcave; les nucléoles disparaissent dans la substance nucléaire qui s'organise en un peloton serré, à replis à peu près parallèles et perpendiculaires aux surfaces terminales du noyau. Survient alors un accroissement rapide du fuseau dans le sens de la longueur; il se constitue aux dépens de deux masses protoplasmiques condensées contre le noyau, qui pénètrent dans la cavité nucléaire. Les filaments achromatiques, presque parallèles, ne convergent pas vers les pôles. La plaque nucléaire double se montre formée d'éléments relativement petits, plus ou moins recourbés. L'ébauche des noyaux-filles se constitue, comme à l'ordinaire, en un pelo-

ton continu, et bientôt apparaît une membrane nucléaire. Des amas de substance très réfringente se montrent le long des filaments nucléaires, et par leur fusionnement donnent naissance au nucléole. D'après Strasburger, l'accroissement rapide des noyaux-filles est dû aux réserves protoplasmiques dont nous avons parlé, et qui sont consommées à mesure. Le phénomène se termine par la formation de la plaque cellulaire et de la cloison cellulosique. — Enfin, chez l'*Œdogonium tumidulum*, la division indirecte du noyau est tout à fait comparable à celle décrite déjà chez le *Lilium Martagon.*

Conclusions. — Si nous embrassons d'un coup-d'œil d'ensemble les faits que nous venons de passer en revue, nous verrons que les points actuellement en litige, en ce qui concerne la division indirecte du noyau dans les cellules végétales, ont singulièrement diminué de nombre et surtout d'importance. A peu d'exceptions près, le schéma général que nous avons donné au début de cette partie peut s'appliquer à tous les cas que nous avons signalés.

1° La *phase du peloton* se présente à peu près partout avec les mêmes caractères ; mais elle est amenée par une métamorphose plus ou moins profonde du noyau, suivant que dans ce dernier existait déjà un peloton ou une trame plus complexe. Le filament se contracte et s'épaissit, sa structure devient de plus en plus visible. A ce stade les nucléoles disparaissent ou persistent. — Nous avons vu que, d'après Strasburger, dans les cellules-mères du pollen et des spores de certaines Cryptogames, aux nucléoles succèdent des corps particuliers ou *paranucléoles* (1), destinés à disparaître à

(1) M. Guignard ne considère pas comme démontrée ou tout au moins comme élucidée quant à sa signification, l'apparition de ces *paranucléoles* que Strasburger nommait autrefois *corpuscules de sécrétion.*

leur tour à un stade ultérieur. Nous avons vu que d'après ce même observateur, les nucléoles seraient de véritables réserves nutritives, qui ne seraient pas assimilées directement par le filament nucléaire; les nucléoles se formeraient directement au sein du suc nucléaire, et s'y redissoudraient plus tard. Ce fait expliquerait pourquoi ce dernier ne serait pas toujours absolument dépourvu de tout pouvoir chromatique.

2° *Dans tous les cas*, la première segmentation du filament s'effectue en direction transversale. Le moment où elle a lieu varie ; tantôt elle se produit alors que le filament offre encore l'aspect d'un peloton à replis diversement disposés (première division du noyau dans les cellules-mères du pollen), tantôt elle est précédée d'une orientation des replis, soit dans le sens même de l'axe du noyau, soit dans un sens oblique ou transversal. Le nombre des segments est assez constant pour un même tissu, mais varie avec les différents tissus d'une même plante ; puis deux cas peuvent se présenter. Dans les cellules-mères du pollen, en général, les éléments se recourbent et rapprochent leurs deux moitiés l'une de l'autre pour les accoler, ainsi que l'admettait autrefois Strasburger. Mais ce dernier a complètement renoncé actuellement à cette manière de voir; il croit que ces noyaux ne se distinguent pas essentiellement, à ce point de vue, de ceux des autres tissus. — Chez l'*Alstrœmeria* cependant, l'accolement des branches est imparfaite et chez les Orchidées, elle est remplacée, d'après M. Guignard, par une seconde scission transversale.

A ce moment la membrane disparaît en général, et le cytoplasme se mêle au suc nucléaire. Les fils achromatiques apparaissent, ils se ne colorent pas par les réactifs spéciaux du noyau ; ils se dissolvent, d'après Zaccharias, dans une so-

lution de pepsine. Leur apparition peut être plus ou moins tardive, spécialement dans l'albumen du Lys. Leur origine constitue actuellement encore l'un des points les plus controversés. Ils proviennent du cytoplasma, d'après Strasburger, à l'avis duquel se range M. Guignard ; ils naissent aux dépens du noyau lui-même d'après Flemming et Zaccharias. Nous aurons à revenir plus tard sur ce point.

3° — Les éléments du bâtonnet se concentrent vers la région moyenne du noyau pour constituer la *plaque nucléaire*. Dans les cellules-mères du pollen et des spores au premier stade de la division, ils se disposent de manière à former une couronne plus ou moins régulière. Dans ces mêmes cellules au second stade de la division et partout ailleurs, leur disposition est différente, et, dans tous les cas, bien moins comparable à la *forme en étoile* décrite chez les animaux.

4° — La formation de la plaque nucléaire constitue actuellement encore un point controversé. Mais il est pourtant un fait reconnu par tout le monde ; c'est que sa division en deux groupes d'éléments devant constituer les deux noyaux-filles, a lieu par une scission longitudinale. Le point actuellement encore discuté est le suivant : Strasburger admet que la scission transversale s'effectue généralement en deux temps: vers les pôles d'abord, puis à l'équateur. Pour M. Guignard, cette segmentation est simultanée ; en outre, Strasburger n'a pu directement constater la segmentation longitudinale dans les poils staminaux des *Tradescantia.*

5° — La suite des phénomènes ne présente plus rien de spécial à signaler. Les deux moitiés de la plaque nucléaire sont formées d'éléments dont la forme est variable ; dans tous

les cas, *les deux moitiés provenant de la scission longitudinale d'un seul et même bâtonnet, entrent chacune dans la constitution d'un des noyaux-filles.*

L'arrangement des éléments dans chaque groupe rappelle celui que présentait la plaque nucléaire.

6°— Arrivés aux pôles, les bâtonnets se rapprochent et se concentrent, puis ils se soudent bout à bout. La membrane nucléaire apparaît ainsi que les nucléoles.

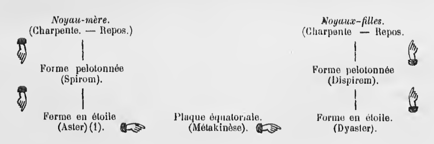
Ainsi : 1° L'accolement des deux branches des éléments nucléaires dans la division au premier degré des noyaux des cellules-mères du pollen et des spores admis par M. Guignard et rejeté par M. Strasburger ; 2° la double segmentation transversale s'exécutant en deux temps successifs et précédant la scission longitudinale admise par Strasburger, mais non par M. Guignard, nous paraissent être les deux points encore controversés. Hâtons-nous d'ajouter que ces divergences sont peu importantes ; M. Guignard n'est pas contraire à l'idée que les choses peuvent se passer quelquefois chez les végétaux comme chez la Salamandre.

Dans tous les cas, la constatation formelle du dédoublement longitudinal des bâtonnets dans les noyaux des plantes nous paraît être l'un des résultats les plus intéressants auxquels l'étude attentive des éléments organiques ait conduit la science, puisque cette récente découverte établit entre les deux règnes une analogie des plus incontestable.

CHAPITRE VI.

DIVISION INDIRECTE CHEZ LES ANIMAUX.

Ainsi que nous l'avons indiqué déjà, les phénomènes de la division indirecte chez les animaux ne diffèrent pas d'une façon essentielle de la marche générale que nous venons de décrire chez les végétaux. Cependant les particularités intéressantes que nous allons rencontrer ici nécessitent une description spéciale qui, d'ailleurs, nous permettra d'établir plus sûrement nos conclusions générales. D'après Flemming, sur les observations duquel nous aurons surtout à insister, le noyau parcourt, pour arriver de l'état de noyau-mère au repos à l'état de noyaux-filles entièrement constitués, un cycle en quelque sorte fermé. A partir de l'instant où les éléments nucléaires sont répartis dans le fuseau en une plaque équatoriale, on voit se reproduire en ordre inverse les différents stades qui se sont succédés jusqu'à ce moment, depuis celui où les premières modifications ont apparu dans le noyau. Se fondant sur cette idée, Flemming (1) croit pouvoir établir le schéma suivant que nous aurons à discuter plus loin.



(1) *Zellsbustanz, Zellkern und Zelltheilung.*

Ainsi que nous l'avons dit ailleurs, Flemming décrit la trame nucléaire comme formant un *réseau* réel dans le noyau à l'état de repos. Ce réseau caractérise la première des phases admises par cet auteur. Dans la seconde, le réseau se change en un peloton formé par un filament continu; Flemming la caractérise par le nombre de *peloton* ou *spirème*.

A ce stade succèdent la segmentation du filament, la disparition de la paroi nucléaire, l'arrangement des segments nucléaires en direction radiale, autour d'une aire centrale exempte d'éléments figurés. C'est la phase désignée par Flemming du nom d'*Aster* (1) ou *forme en étoile* (*Sternform*). — Déjà ont apparu les filaments achromatiques du fuseau; guidés par eux, les éléments nucléaires subissent un changement dans leur orientation: c'est la phase de la plaque équatoriale ou *métakinèse*. — La *plaque équatoriale* se divise bientôt, et dans les deux moitiés ces bâtonnets affectent une disposition comparable à celle qu'ils présentaient avant la phase de métakinèse. C'est la phase en étoile des noyaux-filles ou *Dyaster*. — Plus tard les éléments nucléaires de chaque groupe s'unissent à chaque pôle en un filament continu, pelotonné; c'est la *phase pelotonnée des noyaux-filles* ou *Dispirème*, à laquelle succède l'arrangement du peloton en un réseau semblable à celui du noyau-mère. C'est la *phase du réseau* des noyaux-filles ou de repos. D'après Flemming, la seule phase du diagramme donné par lui, qui ne se trouverait pas répétée est celle de la plaque équatoriale qui marque, en quelque sorte, le point culminant du cycle.

(1) Il est bon de remarquer que les mots d'*Aster* et d'*Amphiaster* sont souvent employés pour désigner cette orientation particulière du protoplasma qui se traduit par des stries convergentes vers le centre du noyau ou vers les deux pôles; nous avons eu l'occasion de signaler les phénomènes de ce genre chez les végétaux, ils sont bien plus fréquents chez les animaux.

Les observations de Flemming ont spécialement en pour objet les Amphibiens, et surtout le Triton et la Salamandre. Dans l'exposé de ses résultats, il modifie quelquefois et confirme souvent les données émises antérieurement par Pfitzner.

Le premier changement que l'on constate dans une cellule dont le noyau va se diviser, a son siège, non dans le noyau lui-même, mais dans le protoplasma cellulaire. Il consiste dans ce que Flemming appelle l'*établissement des pôles* (*Anlage der Pole*), très facile à observer dans les œufs des animaux. Avant qu'aucune modification ne se soit produite dans le noyau même, on voit apparaître dans le protoplasma cellulaire de fins filaments qui émanent comme des rayons de deux centres situés en deux *points* opposés du noyau : ces derniers ne sont autre chose que les deux pôles futurs. Nous avons vu qu'une orientation semblable du protoplasma a été constatée dans certaines cellules végétales. Bien qu'on ne puisse l'observer partout aussi facilement que dans les œufs, Flemming tend à considérer ce phénomène comme un fait très général. Le réticule se change alors lentement en un filament pelotonné continu ; les nucléoles ont disparu déjà, ou disparaissent tout au moins dès le début de la phase du peloton, bien plus tôt par conséquent que chez les végétaux. Le peloton égalise alors ses replis qui deviennent en même temps moins serrés, tandis qu'il s'épaissit et se contracte. Ces divers changements s'exécutent avec beaucoup de lenteur dans les cellules de la Salamandre. Le peloton se divise ensuite sans qu'on puisse dire, d'après Flemming, si ce phénomène s'accomplit à un moment précis et en des points déterminés. La membrane nucléaire est très distincte encore, et paraît même légèrement épaissie. Au début de la division, le suc nucléaire paraît susceptible de prendre une légère teinte sous l'influence de certains réactifs ;

mais par l'emploi d'un grossissement puissant, Flemming a vu apparaître un réseau délicat coloré, dans les mailles duquel était interposé un suc incolore. Nous avons vu que, d'après Strasburger et M. Guignard, le suc nucléaire chez les végétaux se colore parfois légèrement par les réactifs spéciaux du noyau. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

A la phase du peloton on distingue déjà souvent dans le filament, mais non d'une manière constante, des granulations douées d'un pouvoir chromatique intense. Nous avons vu que cette structure intime avait été déjà signalée par Pfitzner, d'après lequel ces globules de chromatine auraient un rôle des plus importants dans la physiologie du noyau, et nous savons déjà qu'elle est très facile à constater dans les noyaux de cellules végétales. — Le protoplasma cellulaire se montre fréquemment alors divisé en deux zones concentriques, dont la périphérique est beaucoup plus réfringente. Ce fait avait été décrit par E. Van Beneden (1); Flemming l'a confirmé, et a reconnu que le protoplasma du centre de la cellule devait avoir une consistance très faible, puisque les particules qui s'y trouvent se montrent douées du mouvement browien. Cette portion centrale doit résulter, d'après Flemming, du mélange du suc nucléaire avec le protoplasma de la cellule qui a pénétré dans la cavité du noyau après la disparition de la paroi. — A ce moment on voit indiquée déjà la scission longitudinale qui devra s'opérer plus tard dans les segments.

La segmentation transversale du filament pelotonné ne s'accomplit pas à un instant précis, et paraît même se continuer pendant les stades intermédiaires entre la phase du peloton et celle que Flemming qualifie du nom de *Sternform* (forme en étoile). Strasburger n'est pas de cet avis dans son

(1) La maturation de l'œuf, la fécondation, etc., 1875.

avant-dernier mémoire et n'en parle, je crois, pas dans le dernier. Le nombre des fragments ainsi produits paraît être assez généralement de vingt-quatre dans les tissus de la Salamandre. Ces segments plus ou moins fortement repliés, se disposent alors radiairement, comme il a été dit plus haut, de telle sorte que leur courbure correspond à un des filaments achromatiques du fuseau, qui ont fait déjà leur apparition à ce moment; leurs branches sont dirigées vers la périphérie. La phase en étoile peut offrir une modification que Flemming a désignée sous le nom de forme *en couronne*. Cette forme est loin d'être typique, et résulte simplement de ce que la segmentation transversale se poursuit parfois encore à ce moment, de telle sorte que quelques éléments non divisés offrent une double courbure. L'ensemble ainsi constitué par les éléments du noyau subit successivement une contraction et une dilatation légères que Klein et Retzius avaient remarquées déjà, et qu'on avait désignées quelquefois par les noms de *diastole* et *systole*. Tout en confirmant ce fait, Flemming rejette ces expressions comme absolument impropres.

Comme pour la segmentation transversale, il ne paraît pas exister de moment précis pour la scission longitudinale des éléments qui, d'après Flemming, peut être commencée déjà durant la phase de l'étoile, et être retardée jusqu'au moment où les noyaux-filles sont constitués. Toutefois il faut avoir égard ici à l'action des réactifs, qui peuvent aisément fusionner de nouveau les deux moitiés d'un élément déjà divisé. La segmentation longitudinale est annoncée par la disposition en série double des granulations que l'on remarque dans les éléments chromatiques.

Les filaments achromatiques du fuseau se montrent ici avec les mêmes caractères que chez les végétaux, bien qu'ils soient bien moins faciles à distinguer. Ils sont connus depuis longtemps dans les cellules animales, par les travaux de

Bütschli, Hertwig, Strasburger, etc. Nous avons vu que ce dernier les considère comme formés par le cytoplasma après la disparition de la membrane nucléaire. Flemming leur assigne une origine un peu différente, ainsi que nous le constaterons dans le chapitre suivant.

E. van Beneden et H. Fol avaient observé déjà la présence d'une substance fortement réfringente aux deux pôles du noyau ; elle forme ce que M. Van Beneden a appelé les *corpuscules polaires*. Leur petitesse ne permet pas d'en faire une étude complète ; cependant Flemming pense qu'ils ne représentent pas simplement le point de rencontre des filaments du fuseau, car certains réactifs qui n'agissent nullement sur ces derniers, les font nettement apparaître. Ainsi que M. Marck l'a constaté, ils sont très développés dans certains œufs.

Nous arrivons à la phase de la *plaque équatoriale* ou de la métakinèse, d'après les dénominations de Flemming. Elle est caractérisée, nous l'avons indiqué déjà, par un arrangement nouveau des éléments qui, à ce moment, se disposent en deux groupes, chacun d'eux dirigeant vers l'un des pôles son point de courbure et ses deux branches vers l'équateur. Ces éléments ont en général une épaisseur deux fois moindre que celle des éléments qui constituent l'étoile, ce qui résulte tout naturellement de leur scission longitudinale. Il résulte encore de cette dernière que leur nombre est deux fois plus considérable. Cependant rien n'indique ici une répartition régulière des segments ainsi divisés dans les deux moitiés de la plaque équatoriale, comme nous avons pu la constater dans les cellules végétales. Souvent même les deux moitiés d'un élément restent accolés jusque dans l'ébauche des noyaux-filles. Ces observations de Flemming confirment celles de Retzius chez le Triton.

Dans les deux groupes qui s'écartent de plus en plus vers les pôles, les éléments nucléaires affectent bientôt une disposition radiaire analogue à celle que l'on constate dans le noyau-mère avant la phase de métakinèse, leur point de flexion étant tourné vers le pôle correspondant, leurs branches vers l'équateur. C'est la *phase en étoile* des noyaux-filles (*Dyaster* ou *Dispirème*) dans laquelle ces segments se contractent en général et deviennent plus épais. Flemming expliquait autrefois cet épaississement en admettant un nouvel accollement des segments primitivement séparés. Mais cette interprétation, très favorable à l'hypothèse d'une succession régressive des phénomènes dans la constitution des noyaux-filles, a été abandonnée par son auteur lui-même à la suite de recherches plus récentes sur les cellules de l'épithélium testiculaire des Batraciens. Les éléments paraissent ensuite se fusionner en un amas granuleux, dans lequel l'action de l'acide acétique ou de l'acide osmique fait aisément apparaître un filament pelotonné, à replis très nombreux et très serrés : c'est la *phase du peloton des noyaux-filles*, celle que Flemming nomme *Dispirème*. Une membrane se montre bientôt autour des deux nouveaux noyaux, qui témoignent à cet instant d'une nutrition active. Ils grandissent en effet rapidement, et le peloton qu'ils renferment se dilate peu à peu et écarte ses replis. Tout porte à supposer qu'il s'établit à travers la membrane un courant du protoplasma cellulaire vers le noyau d'où résulte un apport considérable d'aliment. Le passage de la forme pelotonnée à la phase du réseau est très facile à constater dans les cellules plates des épithéliums ; Retzius et Flemming l'ont décrit : le premier (1) chez le Triton, le second chez

(1) *Studien über die Zelltheilung. Biologische Untersuchungen, Stockolm u Leipsig*, 1881.

la Salamandre. On voit les replis du filament devenir plus minces et plus nombreux, s'accoler çà et là, et présenter des points plus épaissis, des sortes de nœuds qui, d'après Flemming, sont les points où devront naître les nucléoles.

Lorsque la division de la cellule doit succéder à celle du noyau, elle se produit par étranglement et non par formation d'une cloison comme on le voit chez les végétaux. Cependant on voit apparaître dans la région équatoriale un groupe d'éléments oblongs, parallèlement placés, d'un éclat mat; mais on ne saurait dire si ce sont là de simples renflements des filaments achromatiques du fuseau ou d'autres filaments interposés à ces derniers. Dans tous les cas, ce phénomène offre beaucoup d'analogie avec l'apposition de la plaque cellulaire chez les végétaux. Il est des cas pourtant où la division cellulaire s'effectue, sans étranglement de la paroi, par un procédé analogue à celui qu'on observe chez les plantes; nous pouvons signaler à ce sujet les cellules des cartilages et d'après Mayzel, celles de l'endothélium de la cornée chez la Grenouille. Nous n'avons pas à insister ici sur cet ordre de phénomènes. Nous dirons seulement que l'étranglement de la cellule commence soit pendant la phase du peloton, soit pendant celle que Flemming désigne du nom de *forme en étoile* des noyaux-filles.

La division indirecte du noyau est un phénomène qui paraît être tout aussi général dans les tissus animaux que dans ceux des plantes. On a pu l'observer, non seulement dans presque tous les tissus des Amphibiens, mais encore dans les ovules de Poissons élasmobranches (Balfour), dans les leucocytes du sang et de la lymphe (Flemming), et avec moins de certitude, dans les cellules incolores des vaisseaux sanguins (Parameschko). Les tissus des Mammifères et même ceux d'Invertébrés ont donné lieu à des observations semblables.

Dans les globules rouges du sang des Amphibiens le noyau parcourt les phases ordinaires. Quelques stades, il est vrai, ont échappé à l'observation directe ; cependant Pfitzner y a constaté la présence du fuseau achromatique. Ce qui caractérise surtout le noyau des globules rouges, c'est l'accroissement chromatique pendant son évolution. On peut admettre que la substance chromatique, d'abord fortement condensée, se dilate alors pour se répandre dans tout le noyau, ou bien comme l'admet Strasburger, que cette substance se nourrit, en quelque sorte, aux dépens du protoplasma qui pénètre à travers la paroi du noyau.

Ce sont là les observations les plus complètes et les plus certaines qui aient été faites sur la division indirecte du noyau dans le règne animal. Aussi ne pourrons-nous qu'indiquer très-sommairement les principales recherches qui ont été faites dans le même but sur d'autres animaux. Bütschli a constaté que la division des globules sanguins dans l'embryon du poulet s'effectuait avec métamorphoses. Des faits analogues ont été signalés par Eberth dans l'épithélium de la cornée du lapin, par Wirchoff et Heller dans certains tissus pathologiques, par E. Van Beneden dans le blastoderme du lapin, par Flemming dans ce même blastoderme, dans les leucocytes du sang et dans la cornée de l'homme, par Mayzel dans le pancréas de la poule, par Pfitzner dans divers tissus de la poule, du cochon et du bœuf, etc. Citons encore les observations de Flemming, Peremeschko, et celles de Pouchet, sur la division indirecte des hématoblastes.

M. Henneguy, dans une note publiée, en 1882, au congrès de la Rochelle, a fait connaître le résultat de ses observations sur la division des cellules dans l'embryon des poissons osseux. Le processus, dit-il, «commence par le protoplasma et se manifeste par l'apparition et le dédoublement de

l'aster, avant aucune modification du noyau. » Il a pris pour sujet d'étude l'œuf de la truite aux troisième et quatrième jours après la fécondation. D'après M. Henneguy, on voit apparaître tout d'abord, dans le protoplasma, de fines stries rayonnantes autour d'un centre unique. Plus tard seulement, le noyau s'allonge et l'aster se dédouble pour rayonner autour des extrémités du noyau comme autour de deux pôles. Au niveau de ces derniers, la membrane nucléaire disparaît et les filaments pénètrent dans le noyau. Le réseau nucléaire se fragmente alors, et les bâtonnets flexueux qui en résultent se disposent en une plaque nucléaire, tandis que la membrane a complètement disparu. La plaque se dédouble, ses deux moitiés se reposent et se portent aux deux extrémités du fuseau. Là, les bâtonnets s'unissent d'abord par leurs extrémités sphériques, et donnent lieu à une figure pectiniforme, puis se fusionnent en une masse homogène. La cellule s'étrangle ensuite, tandis que les deux noyaux augmentent de volume et se revêtent d'une membrane. Les faits les plus intéressants qui ressortent de cette description sont les suivants : 1° les premiers changements s'observent dans le protoplasma lui-même et non dans le noyau, ce qui concorde parfaitement avec le phénomène que Flemming a décrit sous le nom d'*établissement des pôles ;* 2° l'aster est d'abord monocentrique et ne se divise que plus tard après l'allongement du noyau ; 3° les stries du fuseau proviennent directement des asters dont les filaments pénètrent dans le noyau par les pôles où la membrane a disparu. Cette donnée qui serait une confirmation des idées de Strasburger touchant l'origine cytoplasmique des filaments du fuseau, n'est pas admise par Flemming. Ce dernier auteur pense, en outre, que, dès le début, il existe un véritable amphiaster et non un aster unique se dédoublant ultérieurement ; enfin, la fusion des

bâtonnets en une masse homogène lui paraît être un effet des réactifs employés par M. Henneguy. — Cependant des asters se produisant autour d'un seul centre ont été vus chez certains œufs d'Invertébrés. D'après MM. Van Beneden, Kuppfer et Flemming, il existe réellement un arrangement monocentrique radiaire avant la fécondation dans l'œuf des Échinodermes et des Ascidies.

Les œufs des Invertébrés ont été particulièrement l'objet de nombreuses et intéressantes recherches. Ce serait sortir entièrement du cadre que nous nous sommes tracé que de vouloir passer ici en revue, d'une façon même très succincte, les divers travaux qui ont paru sur cette matière. Il me suffira de citer ici Schneider, Bütschli, Balbiani, E. Van Beneden, Robin, H. Fol, F. Müller, Hertwig, Mark, Heuser, Leuckart, Kowalewski, etc., parmi ceux qui ont le plus contribué à étendre nos connaissances sur ce sujet. Il résulte de l'ensemble de ces travaux, qu'au moment où l'œuf est prêt à être fécondé, son noyau subit une première division indirecte avec métamorphoses. L'un des noyaux-filles qui en résultent est expulsé (*corpuscule directeur*, *globule polaire*, d'après Robin; *corpuscule de rebut*, d'après H. Fol). Plusieurs globules polaires peuvent être successivement expulsés. L'autre noyau qui demeure en place est destiné à s'unir avec l'élément mâle; c'est le *pronucléus femelle*. D'après Hertwig et H. Fol, la tête du spermatozoïde représentant le *pronucléus mâle*, s'unit au pronucléus femelle au moment de la fécondation et de leur fusion résulte le *noyau de segmentation* de l'œuf désormais capable de donner naissance à un individu nouveau.

Comme particularité intéressante que présentent certains œufs d'Invertébrés au moment de la division du noyau, nous signalerons ici les asters en forme de spirale ou de tourbillons que M. Mark a décrits et figurés chez le *Limax* et les Vers,

Cette orientation singulière du protoplasma peut être rapprochée des filaments protoplasmiques recourbés que Flemming a aussi observés chez les Échinodermes, et Selenka chez les *Thyzanozoon*. Quoi qu'il en soit, on peut considérer comme très générale, dans les œufs des animaux, l'apparition des asters autour des pôles. Quant aux métamorphoses de la figure chromatique dans ces mêmes noyaux, elle a été constatée depuis longtemps. Schneider en donne, dès 1873, une description relativement exacte, dans l'œuf d'été du *Mesostomum Ehrenbergii*. Flemming a étudié ce même phénomène dans l'œuf des Échinodermes, et il a pu constater que tout s'y passait d'une manière très analogue à ce que l'on observe dans les tissus des vertébrés et chez les végétaux. Une seule divergence essentielle, dit cet auteur, semble séparer, à ce point de vue, l'œuf des Échinodermes des cellules constituantes des tissus des Vertébrés. Dans les formes en étoiles des noyaux-filles, peu après la séparation des deux moitiés de la plaque équatoriale, alors que les éléments sont placés presque parallèlement les uns aux autres, on n'aperçoit par le pôle, et par conséquent en section transversale, que des bâtonnets et non des anses. Or, nous savons que, d'après les descriptions qui ont été données des noyaux au même stade dans les tissus de la Salamandre, d'après Strasburger, les filaments se seraient allongés en bâtonnets presque droits, présentant un simple crochet vers le haut ; mais d'après Flemming, cette hypothèse ne tient pas compte de leur longueur qui se montre ici deux fois moindre; aussi cet auteur propose-t-il d'admettre, pour expliquer cette divergence, que les éléments se sont ouverts du côté du pôle.

On peut, sans doute, rapprocher des phénomènes de la division indirecte les changements observés dans le noyau de certains Protozoaires et qui se rattachent plutôt aux phénomènes de la conjugation et du bourgeonnement. Nous signalerons, à ce point de vue, les observations de Bütschli sur les *Euplotes, Carchesicum, Stylonychia*, etc., de Richard chez le *Spirochoma gemmifera*, de Gluber chez l'*Euglypha alveolina* et autres monothalames. Mais ces recherches sont plus ou moins incomplètes à cause de l'imperfection des instruments dont on pouvait alors disposer et mériteraient d'être actuellement reprises. Nous n'insisterons donc ici que sur des objets assez connus pour nous fournir d'utiles renseignements.

Pour contrôler les résultats de Flemming, et pour comparer les phénomènes offerts par les noyaux des cellules animales avec ce qu'il avait observé lui-même chez les plantes, Strasburger, lui aussi, étudia les tissus de la Salamandre. Il y décrit la division du noyau à peu près de la même manière que Flemming, mais il en diffère par la façon dont il interprête certains phénomènes. Il n'admet pas avec lui que la segmentation du filament n'ait pas lieu à une période précise de la division indirecte; comme chez les plantes en général, d'après Strasburger, la division s'y fait en deux temps, et Flemming confond deux phénomènes réellement distincts. En second lieu, Strasburger admettait autrefois que la scission longitudinale des filaments n'était rien moins que démontrée. La double série de microsomes qu'on remarque souvent dans les bâtonnets pouvait bien, disait-il, être la conséquence pure et simple de leur aplatissement considérable, et non le début d'une scission réelle. Il déclarait, dans tous les cas, ne l'avoir jamais constatée. Actuellement, Strasburger a été conduit par l'analogie à admettre aussi une segmentation longitudinale chez les animaux, bien qu'il ne

l'ait pas constatée directement. D'après Strasburger encore, il y aurait entre les noyaux végétaux et ceux obsersés par lui dans la Salamandre, plus d'analogie que ne l'aurait indiqué Flemming dans l'arrangement des bâtonnets en une double plaque nucléaire. Chez la Salamandre encore les éléments passent successivement de la forme d'un *S* ou d'un *C* à celle d'un *J* renversé, enfin à celle d'un *U* renversé.

Ainsi, chez les animaux, au moins dans la majorité des cas observés, tout se passe essentiellement comme chez les plantes ; nous aurons à revenir sur ce point dans le chapitre suivant.

CHAPITRE VII.

DIVISION DIRECTE.

Par ce terme de *division directe* du noyau, nous entendons une simple segmentation, sans l'apparition des métamorphoses nombreuses et compliquées qui caractérisent la division indirecte. Strasburger propose de désigner simplement ce dernier processus du nom de *division*, en réservant, pour le premier, les noms de *division directe*, *étranglement* (Abschnürung).

La division directe a été constatée chez les animaux et chez les plantes.

Division directe chez les plantes. — Strasburger (1) dit avoir observé la division directe du noyau, dans de vieilles cellules incapables désormais de se diviser, et dans la plupart des cas le contenu du noyau aurait été moins riche que dans les noyaux capables de se diviser encore.

Schmitz (2) a décrit chez les Characées des exemples particulièrement instructifs de ce mode de division. Chez ces végétaux, les deux modes de division, indirect et direct, peuvent être simultanément observés : le premier, dans les cellules terminales ; le second, dans celles des entre-nœuds en voie d'allongement. Dans ces dernières, on voit les noyaux, dont l'épaisseur est d'ailleurs égale à l'épaisseur de ceux du

(1) *Zellb. und Zellth.*
(2) *Loc. cit.*

point végétatif, s'allonger d'abord, puis se segmenter dans une direction déterminée. Parfois des noyaux commencent à s'étrangler à leur tour avant de s'être séparés de leurs congénères, ce qui donne lieu à des apparences moniliformes. Observés à un fort grossissement, ces noyaux laissent voir une charpente délicate englobant des nucléoles ; ces derniers se montrent souvent allongés dans le même sens que le noyau, et se fragmentent comme lui. Johow (1) a étudié la segmentation dans de vieilles cellules de Phanérogames, sur des noyaux qui ne présentaient, d'ailleurs rien d'anormal. Chez les *Valonia*, d'après Schmitz, on observe à la fois dans une même cellule la division indirecte des noyaux dans la partie supérieure en voie de croissance, tandis que dans les parties plus âgées, les noyaux se segmentent directement. M. Treub a décrit un phénomène semblable dans le parenchyme qui accompagne les faisceaux libéroligneux chez l'*Ophioglossum vulgatum*, le *Botrychium lunaria* et autres Cryptogames.

Au reste, il n'existe pas entre la division indirecte et la division directe une différence aussi tranchée qu'on serait tenté de l'admettre au premier abord. D'après M. Berthold, les noyaux multiples des cellules des *Codium* se segmentent aussi, mais offrent à un moment donné une striation figurant une sorte de fuseau avec deux pôles. Strasburger dit avoir observé un phénomène semblable chez les *Cladophora*, et d'après Schmitz, on peut observer chez les *Valonia*, de nombreux intermédiaires entre la division indirecte et la segmentation.

Division directe chez les animaux. — Jusqu'ici la division directe dans les tissus des animaux ne peut être considérée

(1) *Die Zellkern von Chara fœtida* (*Bot. Zeit.*, *1881*).

comme démontrée, bien que l'analogie semble devoir en faire admettre la probabilité. Nous n'insisterons donc pas sur les données, incertaines encore, fournies par Auerbach, Eberth, Klein, Van Beneden, la Valette Saint-Georges, Nussmann, et même par Flemming. Les observations dont il est ici question ont eu pour objet des tissus morts déjà, et chez lesquels les réactifs pouvaient avoir apporté des modifications plus ou moins profondes.

Les données sont bien plus certaines et plus précises en ce qui concerne les leucocytes ; elles peuvent vraisemblablement s'appliquer à toutes les cellules douées de mouvements amiboïdes. Flemming, dans ses premiers travaux, avait fait connaître la possibilité d'une segmentation des noyaux dans les leucocytes; c'est M. Ranvier (1) qui parait l'avoir le premier directement constatée. Ce dernier a vu, par une température de 16° à 18° C. le noyau s'étrangler et se diviser et la cellule se segmenter ensuite à son tour ; on doit rapprocher de ce fait celui rapporté par Schultze. Cet observateur aurait vu dans un amibe le noyau s'étrangler en son milieu, puis se couper en deux moitiés qu'il a pu voir pendant quelque temps reliées l'une à l'autre par une sorte de pont. La division de la cellule tout entière succédait à celle du noyau. La segmentation du noyau dans les leucocytes a été confirmée plus tard par les travaux plus récents de Flemming; ce dernier s'est assuré, pour dissiper certains doutes soulevés par Henle sur la légitimité de ses déductions, que les réactifs employés n'apportaient aucune modification importante dans les noyaux. Il a constaté que la moitié des leucocytes présentaient deux noyaux, ou du moins offraient un contenu trop peu distinct pour qu'on pût porter un jugement quelconque. Mais dans ces derniers cas l'addi-

(1) *Traité technique d'histologie, 1875.*

tion d'un peu d'acide acétique venait aussitôt lever toute difficulté en faisant apparaître deux noyaux. Flemming a étendu ses observations à des objets assez variés; mais les lamelles branchiales des larves de Salamandre lui ont fourni les meilleurs résultats. Il a observé des leucocytes à deux noyaux distincts à côté d'autres dont les noyaux imparfaitement séparés étaient encore réunis par une sorte de filament; enfin, dans d'autres leucocytes, les noyaux irréguliers permettaient à peine de reconnaître s'ils étaient simplement lobés ou multiples.

D'ailleurs, d'après Peremeschko, la division indirecte contribue, au même titre que la division directe, à la multiplication des noyaux dans les leucocytes. La faculté de se multiplier par fragmentation n'est pas exclusivement dévolue aux noyaux cellulaires.

Les corps protoplasmiques verts que l'on désigne habituellement du nom de *chlorophores*, comme tout corps protéique vivant, se multiplient par un procédé semblable. Strasburger a observé dans les corps chlorophylliens d'un *Mnium* un beau réseau comparable à ceux que l'on a observés dans certains noyaux à l'état de repos ; mais pendant l'étranglement et la segmentation de ces chlorophores cette structure demeurait inaltérée; chez l'*Hartwegia comosa*, d'après Schimper, la division des chlorophores serait amenée par l'apparition d'une plaque incolore dans leur zone équatoriale; la division elle-même s'établit de la manière ordinaire, c'est-à-dire par étranglement. Schaarsschmidt dit avoir observé dans cette zone une striation longitudinale; mais Strasburger s'est assuré que les stries de ce genre, chaque fois qu'il les a lui-même observées, pouvaient être attribuées à l'emploi des réactifs.

Enfin, Strasburger est amené à distinguer de la *division directe*, processus qui s'accomplit dans des noyaux parfaitement vivants, et qui se relie par des degrés insensibles à la division indirecte, une *fragmentation* du noyau qui précède sa désorganisation complète. Cet auteur a rencontré des cas semblables dans les suspenseurs âgés des embryons d'*Orobus* et de *Pisum*, et dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire des mêmes plantes.

M. Guignard avait déjà signalé ces faits (1) qu'il décrivit plus tard en détail dans son mémoire sur l'embryogénie des Légumineuses. Dans le suspenseur du *Pisum sativum*, on voit la fragmentation des noyaux succéder à la division indirecte normale. « A un instant donné, les noyaux qui ne possédaient qu'un seul nucléole en offrent généralement deux, tandis que la substance du noyau s'allonge pour se partager suivant le mode précédemment décrit, ou suivant une marche un peu différente. Le moment où ce dernier phénomène succède au premier ne peut pas être précisé,... il dépend de la vitalité plus ou moins grande des cellules du suspenseur, vitalité en rapport avec les dimensions de l'organe et celles de l'embryon (2). »

En résumé, indépendamment de la division indirecte du noyau, on observe encore une division directe, le noyau se segmentant simplement sans que l'on puisse y voir aucune des métamorphoses qui caractérisent la division indirecte.

Cette *division directe* (*division par étranglement*, *segmentation*), s'observe dans un certain nombre de végétaux, con-

(1) *Bulletin de la Société botanique de Fr.*, juillet 1880.

(2) Hegelmaier, après la communication de M. Guignard à l'Institut, traita de son côté de la pluralité des noyaux qu'il attribuait à une division directe. La division de la cellule qui succédait à celle du noyau était déjà un argument contre cette opinion. Nous venons de voir que M. Guignard a constaté que la division indirecte existe au début, ce qui explique la possibilité de la division cellulaire.

curremment avec la division indirecte, parfois même (*Valonia*, *Cladophora*) dans une seule et même cellule.

On peut trouver des formes de transition entre la division directe et la division indirecte.

Ce mode de division par simple étranglement n'est pas spécial aux noyaux, mais constitue le mode de multiplication des chlorophores et autres corps protéiques vivants.

Chez les animaux, la division directe n'a été constatée d'une manière certaine que dans les leucocytes et autres cellules douées de mouvements amiboïdes.

Enfin, au moment de se désorganiser, le noyau épuisé peut se résoudre en fragments, phénomène qui ne doit pas être confondu avec la division directe proprement dite.

Nous pouvons ajouter que jamais jusqu'ici, on n'a observé chez les végétaux de division directe suivie d'une division cellulaire. Chez les animaux, au contraire, la division directe de la cellule, c'est-à-dire succédant à une division directe du noyau, est un phénomène parfaitement constaté.

CHAPITRE VIII

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA DIVISION DU NOYAU. ANALOGIE ENTRE LES DEUX RÈGNES ORGANIQUES. HYPOTHÈSES DIVERSES SUR LA DIVISION INDIRECTE.

Les exemples que nous venons de passer en revue sont assez nombreux pour que nous puissions maintenant nous faire une idée suffisamment exacte de la marche générale du phénomène, et nous demander s'il existe une différence essentielle dans la manière dont il s'accomplit dans les deux règnes.

Phase du peloton. — Ainsi qu'il résulte de ce que nous avons dit dans la première partie de ce travail, Strasburger admettait autrefois dans le noyau au repos un peloton continu, tandis que Flemming et un certain nombre d'autres observateurs croyaient y voir un vrai réseau plus ou moins compliqué. On pouvait croire que cette divergence, considérable en apparence, provenait de la nature même des objets étudiés. Nous avons vu que cette opposition entre la structure du noyau chez les animaux et chez les plantes, s'efface devant les données toutes récentes de M. Guignard et de Strasburger. Il importe peu, du reste, que l'on admette avec Flemming, qu'il puisse exister un réseau véritable, ou bien que l'on considère, avec Strasburger, que ce réseau est formé par un filament continu, dont les replis arrivent souvent au contact, sans contracter pourtant une soudure réelle.

Très fréquemment, chez les animaux, c'est du proto-

plasma que semble émaner l'influence qui détermine la division indirecte du noyau, avant même qu'aucun changement n'ait apparu dans ce dernier ; les pôles du fuseau futur sont indiqués par un amas de matière protoplasmique (établissement des pôles de Flemming) d'où l'on voit rayonner de fines stries dans le corps de la cellule (asters). Ce phénomène est, il est vrai, bien moins fréquent chez les végétaux. Nous avons vu pourtant qu'il est loin d'y faire entièrement défaut ; Strasburger l'a très distinctement observé chez le *Galanthus nivalis*. Dans le revêtement pariétal du sac embryonnaire du *Fritillaria imperialis*, on remarque, d'après Strasburger, alors que le filament constitue encore un peloton régulier, une striation du protoplasma, qui a pénétré dans la cavité du noyau dirigée dans le sens des pôles. Les *Spirogyra* offrent des amas protoplasmiques semblables aux deux pôles futurs des noyaux ; enfin, nous avons vu que M. E. Heuser avait réussi à constater cette orientation du protoplasma cellulaire dans des cas assez nombreux pour pouvoir la considérer comme un fait général.

Dans les deux règnes, on peut admettre que les filaments nucléaires sont composés de deux substances : de granulations fortement colorables par certains réactifs, et composés de *chromatine*, et d'une substance intermédiaire différente, désignée par Strasburger du nom d'*hyaloplasma*. Chez les animaux, comme chez les plantes, cette structure intime s'accentue dès les premières phases de la division.

Dans tous les cas, le suc cellulaire paraît représenter une substance assez consistante, se comportant à l'égard des réactifs autrement que le reste du noyau. D'après Flemming, il se colore par ces réactifs qui, tels que le carmin, le picrocarmin, l'hématoxyline, teignent également le noyau et le corps cellulaire, tandis qu'il ne prend qu'une teinte uniforme et légère par les réactifs qui possèdent une action élective sur

la substance nucléaire, tels que le carmin aluné, les couleurs d'aniline, le vert de méthyle. Ici Strasburger établit une légère distinction en ce qui concerne les végétaux : « le suc nucléaire, dit-il, se colore bien, comme l'indique Flemming, mais non pas à tous les stades de développement du noyau. Il se colore au repos, perd cette faculté pendant la formation du peloton, et la recouvre lorsque les nucléoles disparaissent. » Cet auteur explique ce changement en admettant que le suc nucléaire doit son pouvoir chromatique à la présence de la substance des nucléoles. Dans tous les cas, on ne peut admettre dans ce suc aucune structure.

Les nucléoles seraient donc, comme nous l'avons dit déjà, une sorte de réserve qui, à un moment donné, serait séparée de la charpente nucléaire, et serait reprise ensuite quand le besoin s'en ferait sentir.

Une divergence légère nous paraît subsister encore ici entre Flemming et Straburger ; le premier admet que les nucléoles ne sont que les portions différenciées de la charpente nucléaire dans laquelle ils prendraient directement naissance, et dans laquelle ils se fondraient à un stade ultérieur. Strasburger admet que les nucléoles naissent aux dépens de la substance nucléaire répandue dans le suc nucléaire, dans lesquels ils se dissoudraient plus tard. C'est dans ce suc que les filaments du noyau puiseraient ensuite l'aliment qui leur était destiné. Ces divergences, on le voit, ne sauraient être considérées comme essentielles.

Pour ce qui a trait à la membrane nucléaire, à sa disposition, au début de la division indirecte, son apparition autour des nouveaux noyaux, ses réactions caractéristiques, il y a, nous l'avons vu, concordance à peu près parfaite entre les animaux et les plantes. Cette membrane se montre partout comme un dérivé du cytoplasma dont elle offre les propriétés essentielles.

Chez les animaux, chez la Salamandre en particulier, la segmentation transversale commence à s'effectuer de bonne heure, alors que le filament est encore enroulé en peloton; chez les plantes, elle est moins hâtive, et peut être retardée, nous l'avons vu, jusqu'après que le filament a orienté parallèlement ses replis dans la direction de l'axe du fuseau. Cependant cette différence perd beaucoup de sa valeur si l'on considère que chez les animaux, d'après Flemming, la scission tranversale du filament ne s'effectue pas à un moment précis, mais peut être prolongée bien au delà de la phase du peloton. Le nombre des segments, assez constant pour une même espèce de tissu, varie d'un tissu à l'autre, ce qui est vrai pour les deux règnes.

Plaque nucléaire (forme en étoile). — Une fois constitués, les segments reployés et présentant deux branches à peu près égales, se disposent, chez la Salamandre, dans la région équatoriale du noyau, leur point de courbure étant tourné vers l'axe, leurs branches étant dirigées en dehors; le centre même de la figure reste libre d'éléments nucléaires, ce qui légitime l'expression de *Sternform* (forme en étoile) par laquelle Flemming désigne cet arrangement. Nous avons vu que cet auteur avait appliqué le nom de *Kranzform* à une simple modification de la forme en étoile, résultant de ce que certaines portions du filament étaient composées de deux ou trois replis non encore divisés.

La phase correspondante chez les végétaux (*plaque nucléaire* de Strasburger) offre, il est vrai, moins de régularité. Cependant la plaque nucléaire que montrent au premier stade de la division, les noyaux des cellules-mères du pollen en général, rappelle assez bien, par sa régularité, la forme en couronne décrite par Flemming chez la Salamandre. Dans tous les autres cas, la figure est, il est vrai, bien moins régulière et

moins comparable à la disposition que l'on observe chez les animaux. Mais cette divergence nous semble provenir surtout d'un retard apporté dans la segmentation transversale du filament, celle-ci ne s'effectuant qu'après que les replis se sont orientés déjà d'une certaine façon au sein du suc nucléaire, et en même temps de la longueur des segments. Au reste, les tissus des divers animaux sont loin d'avoir été étudiés d'une façon assez complète pour qu'on puisse assurer qu'il ne peut se rencontrer des cas où tout se passe comme on l'observe dans les tissus des plantes.

Fuseau nucléaire. — Dans les cellules animales, l'arrangement des éléments en étoile s'effectue seulement après l'apparition des filaments achromatiques du fuseau. Nous avons vu, dans les divers exemples décrits déjà, que ces filaments, d'une façon générale, n'apparaissent qu'après la disparition de la membrane nucléaire, et le mélange du cytoplasma avec le suc du noyau. Quelle en est donc l'origine? Deux manières de voir, dit Flemming, peuvent être mises en présence :

1° On peut admettre qu'ils naissent, en grande partie au moins, aux dépens de la substance même du noyau. Tel est l'avis de Flemming.

2° On peut supposer qu'ils sont uniquement constitués par le protoplasma cellulaire, toute la nucléine ayant été employée à former soit le filament nucléaire, soit les nucléoles. Telle est l'opinion que Strasburger maintient tout entière dans ses derniers travaux.

Lorsque le filament s'est segmenté, dit Flemming (1), alors pourtant que la membrane nucléaire n'a pas encore disparu, on voit, entre les segments, de fines traînées, pâles et granu-

(1) *Loc. cit.* p. 227.

leuses, qui souvent laissent voir une tendance à s'orienter dans la direction des pôles. Ces stries dériveraient de la substance achromatique du filament nucléaire des nucléoles, et ne seraient que la première ébauche du fuseau achromatique qui doit se montrer plus tard. En effet, dit cet observateur, si l'on évalue approximativement la masse de substance que représentent les traînées pâles dont il vient d'être question et celle des filaments du fuseau, on reconnaît que le noyau contient en lui-même assez de matériaux pour subvenir à la constitution de ces derniers. D'un autre côté, ajoute-t-il, les stries des asters qui rayonnent des pôles, et qui proviennent incontestablement du protoplasma cellulaire, se comportent autrement, à l'égard des réactifs, que les filaments achromatiques du fuseau. Enfin, dit-il encore, dans l'hypothèse de Strasburger, il faudrait admettre que les filaments convergent tout d'abord de tous les points de la cellule vers les pôles, s'y entrecroisent, puis pénètrent dans le noyau à travers la membrane nucléaire, ce qui paraît tout au moins peu probable. Cependant Flemming ne rejette pas les idées de Strasburger d'une manière absolue. Il admet des cas où, comme cela a lieu dans certains œufs et certaines cellules végétales, la masse relativement considérable des filaments achromatiques rend légitime l'hypothèse d'une participation plus ou moins prépondérante du protaplasma cellulaire à leur constitution. Dans tous les cas, dit-il (1), « il ne saurait être question d'une pénétration du fuseau dans le noyau, mais seulement de la formation de ce fuseau dans l'espace primitivement occupé par le noyau, entre les deux pôles déjà constitués. » Pfitzner a récemment exprimé une opinion analogue, la substance formatrice des filaments du

(1) *Loc cit.* p. 230.

fuseau se montrerait déjà, chez l'Hydre, dans le noyau au repos, sous un aspect figuré (1).

Pour Strasburger, c'est toujours aux dépens du cytoplasma que se constitue le fuseau ; mais il admet avec Flemming, qu'il ne peut être question d'une pénétration réelle des filaments achromatiques, mais bien d'une formation sur place. Dans certains cas, le cytoplasma pénètre de toute part dans la cavité nucléaire, mais dans d'autres, cette pénétration ne s'effectue qu'au niveau des pôles, dans les œufs par exemple, et l'on comprend ainsi qu'on observe des filaments achromatiques dans le noyau alors que la membrane nucléaire se montre encore nettement. D'un autre côté, la manière différente dont se comportent les stries rayonnantes des asters et les filaments achromatiques du fuseau à l'égard des réactifs peut s'expliquer autrement que par une diversité d'origine, par l'influence seule du suc nucléaire qui baigne ces derniers. Enfin, Strasburger cite un cas (2) où la continuité des filaments achromatiques de part et d'autre de la membrane nucléaire ne pouvait être mise en doute. « C'est avec une certitude complète, dit-il, que d'après mes préparations (de *Spirogyra nitida*), je puis affirmer que ces filaments traversent la membrane nucléaire aux pôles, et passent d'une manière continue dans les filaments cytoplasmiques situés en dehors. Il n'existe pas non plus pour moi le moindre doute sur ce point que les filaments contenus dans la cavité nucléaire, ne proviennent du cytoplasma qui y a pénétré. A ce stade déjà, mais bien mieux encore au stade suivant, la paroi nucléaire se montre, vers les pôles, semblable à un crible, ou en coupe optique à une série de points séparés par les filaments du fuseau. »

(1) *Arch. f. mikr., Anat.* XXII, p. 655.
(2) *Die Controverse über die Kerntheilung.*

Nous rappellerons ici que les données fournies par M. Henneguy, d'après ses observations sur la truite concordent avec la manière de voir de Flemming. M. Henneguy assigne, en effet, aux filaments achromatiques du fuseau, la même origine qu'à ceux des asters, dont ils dériveraient du reste. M. Guignard penche vers l'opinion de Strasburger touchant l'origine des filaments du fuseau. La présence en grand nombre de ces derniers dans certains noyaux pauvres en chromatine, lui semble un argument en faveur de cette manière de voir. D'ailleurs il est, dans certains cas, un instant où l'on ne saurait comprendre, sans l'intervention du protoplasma cellulaire, la formation du fuseau ; c'est celui où les filaments achromatiques se multiplient entre les deux noyaux-filles avant l'apparition de la plaque cellulaire et produisent par leur ensemble cet aspect souvent décrit sous le nom de *tonneau* .

Ainsi qu'il résulte de ce qui vient d'être dit, l'origine des filaments achromatiques du fuseau nucléaire ne peut être considérée comme entièrement élucidée. Il est probable, qu'ainsi que l'admet Flemming, cette origine est mixte, dans certains cas au moins, et que le protoplasma de la cellule vient renforcer et multiplier les filaments nés dans la cavité du noyau. Quoi qu'il en soit, on ne voit pas moins se poursuivre dans la figure achromatique l'analogie entre les deux règnes que nous avons constatée jusqu'ici dans les changements de la substance nucléaire.

MM. Zalewski et Soltwedel ont considéré les filaments achromatiques du fuseau comme des tubes creux dans lesquels voyageraient les bâtonnets chromatiques du noyau. Zalewski, en particulier, dans un travail publié par lui sur les cellules-mères du pollen du *Lilium candidum*, pense que

ces tubes proviennent du protoplasma cellulaire et que la substance du noyau ne prend aucune part à leur formation. Cette interprétation, d'après Flemming et Strasburger, ne saurait être logiquement soutenue. Mais il n'en demeure pas moins établi que les filaments du fuseau agissent sur les éléments nucléaires comme des fils conducteurs; ce rôle qu'on leur assigne est encore justifié par ce fait que leur nombre et leur développement est d'autant moindre que les éléments nucléaires, par leur forme et leur arrangement, se montrent plus aptes à se passer de ces tuteurs.

Segmentation longitudinale. — Strasburger n'a pu reprendre ses observations sur la Salamandre depuis qu'il s'est assuré que les éléments nucléaires se divisaient comme l'admettent Flemming et M. Guignard, dans le sens de leur longueur. Il considère néanmoins comme exacts les résultats obtenus par Flemming. Ainsi que la segmentation transversale, la division longitudinale est plus hâtive chez les cellules animales observées que chez les plantes et commence déjà dans la phase du peloton. Comme la division transversale encore, elle ne s'effectue pas chez les animaux à un moment déterminé et peut se poursuivre dans certains segments jusque dans l'ébauche des noyaux-filles. Dans tous les cas, les deux segments jumeaux demeurent longtemps juxtaposés chez les animaux et leur mode de répartition paraît exiger de nouvelles recherches. Au point de vue de la séparation tardive des éléments juxtaposés par paire, on peut rapprocher des noyaux de la Salamandre ceux des cellules-mères du pollen chez les Liliacées.

Mais chez les végétaux, ce phénomène est bien mieux connu; il vient d'être mis pleinement en lumière par les derniers travaux publiés sur la question. Ainsi que nous l'avons vu, au premier degré de la division dans les

cellules-mères du pollen et des spores des Cryptogames cellulaires, les éléments nucléaires se scinderaient suivant leur longueur, directement d'après Strasburger, après s'être reployés et avoir accolé leurs deux branches d'après M. Guignard. Ce dernier, avons-nous dit, a signalé une particularité remarquable à ce point de vue dans les cellules-mères du pollen des Orchidées, chez lesquelles la segmentation longitudinale serait remplacée par une scission transversale. La division au second degré de ces mêmes noyaux n'offre plus, d'après M. Guignard, qu'un accolement imparfait des deux branches de chaque élément. Dans tous les autres cas, la scission longitudinale, chez les végétaux, peut être constatée ou admise par analogie.

Plaque équatoriale (métakinèse). — Nous avons vu que Flemming désigne spécialement sous le nom de métakinèse ou de plaque équatoriale un stade qui succède à la phase en étoile, et qui est caractérisé par un arrangement nouveau des éléments nucléaires, qui s'ordonnent de part et d'autre de l'équateur, en deux groupes représentant l'ébauche des deux noyaux-filles: ce sont là les deux moitiés de la plaque nucléaire d'après Strasburger. Il résulte des données de M. E. Heuser, de Strasburger, de M. Guignard, que chaque moitié d'un élément dédoublé entre dans la constitution d'une moitié de la plaque nucléaire, et nous avons vu de quelle façon Strasburger décrit ce mode de répartition des éléments dans les noyaux du sac embryonnaire de la Fritillaire et dans les cas analogues. En est-il de même chez les animaux? Peut-on admettre ici encore une répartition semblable dans les deux ébauches des noyaux-filles? L'analogie presque parfaite que nous avons, jusqu'ici, constatée dans les deux règnes semblerait devoir le faire admettre. Le fait cependant demande à être confirmé par des recherches

nouvelles. Le retard que l'on constate parfois, d'après Flemming, dans la séparation des deux segments jumeaux, retard qui peut se prolonger jusqu'après la séparation des deux noyaux-filles (1), rendrait naturellement impossible, là où il se produirait, ce mode de distribution.

Forme en étoile des noyaux-filles. — Qu'il s'agisse d'une cellule animale ou végétale, la suite du phénomène est à peu près partout la même et nous n'avons pas à nous y arrêter longtemps. Chez les animaux, les éléments constituants de chaque moitié de la plaque nucléaire affectent à peu près la même disposition que dans la phase en étoile du noyau-mère; c'est ainsi qu'ils s'éloignent les uns des autres en se rapprochant des pôles.

Phase pelotonnée des noyaux-filles. — Ils s'unissent bientôt aux deux pôles en un filament continu pelotonné qui reste tel ou se change en un nouveau réseau semblable dans ses traits essentiels au réseau du noyau-mère.

Phase du réticule des noyaux-filles. Repos. — Une membrane nucléaire apparaît, des nucléoles naissent dans les mailles de la charpente, puis en général, tout rentre au repos pour un temps plus ou moins prolongé. Nous avons vu que les noyaux-filles provenant des cellules-mères du pollen, n'arrivent pas jusqu'à la phase du réseau, mais se préparent aussitôt à une division nouvelle.

Nous avons dit que, d'après Flemming, le noyau subissait, à partir de la phase désignée par lui sous le nom de *métakinèse* ou *plaque équatoriale*, jusqu'à la constitution des noyaux-filles, une série de métamorphoses qui reproduisaient

(1) *Loc. cit.* P. 232.

en ordre inverse celles qui s'étaient accomplies déjà à partir du noyau-mère au repos. Strasburger faisait remarquer dans un de ses précédents mémoires, que cette hypothèse de Flemming se trouve réalisée dans quelques cas particuliers seulement. C'est ainsi, disait-il, que la seconde moitié du cycle évolutif, à partir de la plaque équatoriale, s'accomplit d'une manière semblable au premier et au second degré de la division dans les cellules-mères du pollen du *Fritillaria impérialis*. Il n'en est pas de même pour la première moitié du même cycle, un accolement des deux branches d'un même élément et leur séparation ultérieure ne pouvant être observés qu'au premier degré de la division; cette réflexion de Strasburger nous paraît maintenant devoir s'appliquer à tous les cas de division indirecte du noyau. Il faudrait, en effet, qu'on pût constater dans les deux ébauches des noyaux-filles un accolement des bâtonnets deux par deux, accolement qui correspondrait à la segmentation longitudinale accomplie dans les éléments des noyaux-mères. Le schéma donné par Flemming nous paraît cependant pouvoir être conservé, pourvu qu'on ne veuille pas lui attribuer une signification trop absolue. On doit l'accepter comme un moyen commode de grouper les différentes phases du phénomène d'après leur ordre de succession.

Si les phénomènes qui caractérisent la division indirecte du noyau sont maintenant assez bien connus, il n'en est pas de même des causes qui les déterminent et de leur utilité physiologique. Dans quelle partie de la cellule résident ces forces qui, l'équilibre une fois rompu, agissent suivant des lois presque aussi constantes que celles qui président à l'évolution des êtres? Quelles sont les causes qui peuvent rompre cet équilibre? Pourquoi cette succession de phases aussi complexes pour arriver à un résultat qui, à ce qu'il semble, pourrait être obtenu à l'aide d'une segmentation

pure et simple de la cellule et du noyau? Ce sont là tout autant de problèmes qui, de longtemps encore peut-être, ne pourront être entièrement éclaircis, comme tous ceux qui ont trait aux phénomènes les plus intimes de la vie. Nous pouvons essayer toutefois d'établir quelques hypothèses, et de voir quelles sont les plus probables.

Les causes qui déterminent la division indirecte du noyau et de la cellule sont évidemment, les unes extrinsèques, les autres intérieures. Il est logique d'admettre que les conditions extérieures qui, telles que la chaleur, la lumière, l'humidité, la nature du milieu réagissent si manifestement sur les organismes, ont aussi une influence réelle sur la division du noyau et de la cellule. Mais dans tous les cas, ainsi que le fait observer Flemming, l'influence de ces conditions n'est pas immédiate; elles doivent agir lentement sur le noyau et le protoplasma pour leur communiquer cette force qui va demeurer latente jusqu'à ce qu'une impulsion plus directe vienne la mettre en jeu. Comment pourrait-on concevoir autrement que, dans les œufs méroblastiques, par exemple, se développant librement dans l'eau, certaines cellules jouissent seules de la faculté d'entrer en division à un moment donné, tandis que les autres demeurent au repos, bien que soumises aux mêmes influences? Il paraît donc qu'il faut rechercher dans le noyau lui-même ou dans le cytoplasma environnant la cause directe de ces phénomènes. Un certain nombre de faits assez probants tendent à faire attribuer ce rôle au protoplasma de la cellule. C'est dans le protoplasma que l'on constate les premiers mouvements lors de l'*établissement des pôles* dans les cellules animales, et surtout lors de l'apparition des *asters* dans les œufs des animaux. Des faits du même genre ne sont pas rares chez les plantes, et rien ne rend improbable que, dans tous les cas, le protoplasma ne soit tout d'abord le siège d'un mou-

vement qui échapperait souvent à notre observation. D'un autre côté, le protoplasma et le noyau montrent souvent à l'égard l'un de l'autre une indépendance manifeste. Les faits signalés par Strasburger, au sujet de la division des cellules mères des spores d'*Anthoceros* et des *Isoetes*, sont particulièrement intéressants à cet égard.

Les phénomènes que nous offrent certains Protozoaires et même certains tissus d'organismes supérieurs, phénomènes connus sous le nom de *bourgeonnement*, sont également dignes de remarque. Bütschli a vu chez le *Podophrya quadripartita* un bourgeon se former, et acquérir même un degré relativement élevé de différenciation avant que le noyau n'ait révélé le moindre indice d'activité. Plus tard seulement, alors que les cils ont apparu déjà sur le nouvel individu, le noyau entre en division indirecte, et l'un des noyaux-filles se porte dans le bourgeon. Les observations de Gruber sur l'*Euglypha* confirment celles de Bütschli; l'un et l'autre concluent de leurs recherches que c'est dans le protoplasma qu'il faut rechercher la cause déterminante du phénomène. D'autres Rhizopodes et des Infusoires ont montré des faits analogues; Flemming signale à ce sujet quelques observations, incomplètes encore, faites par lui sur les cellules pariétales des capillaires, où il a cru remarquer que le bourgeonnemeut précédait de beaucoup la division du noyau. Ces considérations ont porté certains savants à voir dans le protoplasma le moteur principal de la division indirecte. Telle est, en particulier, l'opinion de Strasburger, d'après lequel un rôle prépondérant serait dévolu au noyau, celui de régénérer le protoplasma de la cellule.

Il ne faut pourtant pas se hâter d'établir un jugement trop absolu. On ne saurait nier, dans bien des cas, que le noyau entre en voie de division avant qu'aucun changement ne puisse être observé dans le protoplasma et que la division

de la cellule est toujours précédée de la division du noyau. En outre il est assez remarquable de voir que lors de l'apparition des asters, les centres attractifs résident précisément tout contre le noyau, en deux points diamétralement opposés.

Rappelons ici que pour M. Macfarlane, l'impulsion est donnée par le nucléole, et peut-être même par le nucléolule. La force mise en jeu diminuerait ainsi d'intensité du centre à la périphérie. Cette hypothèse paraît au moins hasardée ; car, ainsi que nous l'avons vu bien souvent, les premiers indices d'activité se manifestent dans la cellule, non seulement avant qu'aucun changement ne se soit manifesté dans les nucléoles, mais même dans le noyau. D'ailleurs cette manière de voir serait tout naturellement inconciliable avec le rôle d'aliment de réserve que Strasburger et d'autres auteurs attribuent au noyau.

Les bases sur lesquelles on s'appuie pour attribuer au cytoplasma une influence modificatrice dans l'évolution du noyau sont plus certaines à notre avis. Soit qu'ils proviennent du cytoplasma seul, comme l'admet Strasburger, soit qu'ils résultent du mélange du cytoplasma avec une partie constituante du noyau, les filaments du fuseau agissent manifestement comme agents directeurs sur les éléments chromatiques. Ce glissement de ces derniers le long des filaments achromatiques est-il le résultat d'une force attractive exercée par ces filaments, ou bien comme l'admet Strasburger, ces filaments sont-ils le siège d'un courant par lequel les éléments du noyau seraient entraînés? Ces deux hypothèses sont insuffisantes pour expliquer les phénomènes si complexes de la division indirecte, et surtout l'orientation constante des bâtonnets. Pendant que s'accomplissent ces phénomènes, il se développe au sein du noyau des forces attractives et répulsives, résultant peut-être d'influences électriques, comme essaie de l'établir

Flemming, mais dont le mécanisme nous échappe. Ce dernier auteur a supposé qu'au début de la division il s'établit, au centre du noyau, un centre d'attraction qui se dédouble ultérieurement ; plus tard il a admis qu'il existe dès le début un double centre le long de l'axe, que tout au moins un double centre existe parfaitement au moment où la figure chromatique du noyau devient radiaire.

Enfin, rappelons ici l'hypothèse des tubes creux émis par Soltwedel et Salewsky, et celle de Pfitzner, d'après lequel c'est dans les *globules de chromatine* qu'il faudrait chercher la partie réellement active du noyau.

Quant à la raison d'être des diverses phases de la division indirecte, il nous est tout aussi impossible d'arriver à une conclusion satisfaisante.

M. Roux pense que tous les microsomes ne sont pas doués des mêmes qualités, et que les métamorphoses du noyau ont pour effet de répartir également ces masses de chromatine dans les deux noyaux qui en dérivent. Par la segmentation longitudinale, en effet, chaque disque de chromatine se trouve divisé, et ses deux moitiés réparties dans chacun des nouveaux amas nucléaires. M. Roux voit dans la simplicité du mode d'après lequel se divise le corps cellulaire, une preuve de la répartition bien plus égale des diverses substances qui la composent. Strasburger n'admet pas cette hypothèse bien qu'elle puisse paraître séduisante au premier abord. Il rappelle le cas observé par lui dans les cellules-mères polliniques de l'*Hemerocallis fulva* ; ainsi que nous l'avons dit ailleurs, au premier degré de la division, un certain nombre d'éléments nucléaires peuvent demeurer à la périphérie au lieu de s'éloigner vers les pôles, et devenir plus tard le noyau d'une troisième cellule. Or, cette dernière, abstraction faite de son volume, présente exactement les mêmes caractères que les

deux autres, ce qui paraît indiquer au moins que chaque segment recèle en lui-même l'ensemble des qualités que possède le filament tout entier. Pour Strasburger, le but de la segmentation longitudinale serait plutôt de répartir la substance cellulaire nucléaire en deux moitiés exactement semblables. En effet, les segments résultant de la division transversale peuvent être plus au moins inégaux, et répartis en quantité plus ou moins considérable de part et d'autre du plan équatorial, avant la scission dans le sens de sa longueur. Si, comme le pense M. Heuser, diverses substances entrent dans la constitution des disques chromatiques, cette segmentation doit avoir pour effet leur répartition égale.

En résumé, la division indirecte du noyau s'accomplit d'une manière essentiellement semblable dans tous les organismes.

Chez les animaux d'une façon générale, et souvent aussi chez les plantes, le phénomène débute par une accumulation et une orientation du cytoplasma vers les pôles du noyau. Dans les deux règnes, le processus général est le suivant:

1° Apparition d'un peloton formé par un filament continu ; disposition des nucléoles (*phase du peloton*).

2° Segmentation transversale de ce dernier, disparition de la membrane nucléaire, et apparition des filaments du fuseau. Les éléments se concentrent à l'équateur et affectent une orientation généralement déterminée (*phase en couronne* de Flemming, *plaque nucléaire* de Strasburger).

3° Division longitudinale des éléments ; disposition de ce dernier en deux groupes (*plaque nucléaire* dédoublée de Strasburger, plaque équatoriale ou *métakinèse* de Flemming).

4° Éloignement des deux moitiés de la plaque nucléaire vers les pôles. (Forme en étoile des noyaux-filles de Flemming).

Union des éléments en un peloton continu ; apparition des nucléoles et d'une membrane nucléaire. (Phase en peloton des noyaux-filles).

5° Changement du peloton en un réseau, s'il y a lieu. (Phase du réticule des noyaux-filles).

Les causes physiologiques qui déterminent ces phénomènes sont les unes extrinsèques, les autres intrinsèques. Les premières ont une influence réelle, mais non immédiate. Les secondes ont leur siège, soit dans le protoplasma, soit dans le noyau, soit peut-être dans les deux à la fois. Une fois commencée, la marche de l'évolution paraît être dirigée par les filaments protoplasmiques qui se constituent alors.

La raison d'être de ces phénomènes complexes doit être recherchée probablement dans la nécessité d'une égale répartition de la substance nucléaire en deux masses ; peut-être aussi dans un défaut d'homogénéité des disques de chromatine qui constituent les segments.

D'après ce que l'on sait de la division indirecte chez les animaux, nous voyons qu'il n'existe aucune différence importante dans les deux règnes. — Une concentration plus distincte du protoplasma cellulaire aux deux pôles, une segmentation plus hâtive du filament nucléaire, un arrangement plus régulier des bâtonnets, une étoile équatoriale, telles sont les particularités qui distinguent spécialement les cellules animales.

CHAPITRE IX.

ORIGINE ET FIN DU NOYAU.

Le noyau peut-il se former directement au sein du protoplasma cellulaire, ou provient-il toujours d'un noyau préexistant par voie de division? Telle est la question qui s'impose en quelque sorte à l'esprit après l'étude que nous venons de faire. Telle est aussi la question que les botanistes ont de tout temps cherché à résoudre et à laquelle nous pouvons espérer voir donner, à brève échéance, une réponse positive. Jusqu'à ces dernières années, la *formation cellulaire libre*, résultant d'une condensation du protoplasma autour des noyaux, nés librement eux-mêmes au sein du contenu de la cellule-mère, était considérée comme un phénomène très répandu et incontestablement démontré. C'était même là, pour Schleiden, le seul mode de formation des *Cytoblastes*, qui donnaient eux-mêmes naissance à la cellule (1). Plus tard seulement il admit, à côté de la formation cellulaire libre, un mode de formation par division (2). Parmi les granulations qui nagent dans le liquide formateur, il en est qui se font remarquer par leur grosseur; elles se fusionnent, dit-il, pour constituer les cytoblastes. Une fois achevé, le cytoblaste s'enveloppe d'une membrane délicate qui se soulève d'un côté en forme de vésicule; c'est là une jeune cellule dont le noyau n'occupe plus maintenant qu'une partie de la paroi, et qui se trans-

(1) *Beiträge zur Phytogenesis* (*Müllers Archiv*. 1836, p. 137.)
(2) *Des Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik*, 2e éd.

forme peu à peu en une cellule adulte. Cette théorie posée par Schleiden pour les végétaux fut admise par Schwann sans modifications essentielles pour les tissus animaux, chez lesquels il y aurait eu aussi, à côté d'une formation cellulaire libre, une formation par division.

Nægeli, décrivant la formation cellulaire libre dans le sac embryonnaire des Phanérogames, dit que tout d'abord apparaît le nucléole autour duquel se constitue le noyau. Enfin, autour de ce dernier, se condense le protoplasma qui se revêt ensuite d'une membrane; telle est aussi à peu près la théorie acceptée par H. Mohl, d'après lequel la formation libre du noyau précéderait celle de la cellule. D'après Schacht, on verrait apparaître au milieu du protoplasma de petites sphérules réfringentes qui deviendraient bientôt de véritables noyaux. Autour de ces derniers s'amasserait une couche de protoplasma dont l'assise externe se changerait en une membrane cellulosique. Pour Dippel, la formation des noyaux, dans la formation libre des cellules du sac embryonnaire des Phanérogames, ne se laisserait pas distinctement observer; mais on constaterait toujours la présence de noyaux tout formés et indépendants, autour desquels se constitueraient ensuite les cellules.

Hofmeister (1) est beaucoup plus explicite. Le noyau primitif se redissout, selon lui, puis on voit apparaître tout contre la paroi et au sein du protoplasma, les noyaux indépendants. Plus tard, autour de chacun d'eux se condense une sphère protoplasmique dont la surface prend bientôt les caractères d'une membrane; d'abord libres, les jeunes cellules entrent plus tard en connexion.

Dans les deux premières éditions de son livre sur la for-

(1) *Entstehung des Embryo der Phanerogamen*, *1849* — *Lehre von der Pflanzenzelle*, *1867*.

mation et la division de la cellule (1875 et 1876), Strasburger admettait encore une formation libre du noyau comme l'entendait Hofmeister, et la décrit dans le sac embryonnaire. Cependant, en 1878, Hegelmaier (1) avait observé des stries protoplasmiques réunissant entre eux les noyaux indépendants autour desquels devaient se constituer plus tard les cellules de l'albumen. Mais il ne pénétra pas plus avant dans le phénomène, et avouait même n'avoir encore aucun document certain pour admettre une division du noyau. Un peu plus tard, Strasburger modifiait complètement ses premières idées, et déclarait formellement que les noyaux ne naissent pas librement dans le sac embryonnaire des Phanérogames, mais bien par division ; le terme de *formation cellulaire libre* ne doit être conservé, d'après lui, que pour indiquer que les noyaux se divisent tout d'abord librement au sein du protoplasma, la formation de la cloison cellulosique apparaissant tardivement ou pas du tout. En somme, dans l'état actuel de la question, il semble définitivement établi que le noyau provient toujours d'un noyau préexistant.

Les résultats en ce qui concerne les tissus animaux sont à peu près identiques. En 1880, Flemming (2) était arrivé à conclure qu'une formation nucléaire libre était possible sans doute, mais ne pouvait être directement démontrée. Quelques observations tendaient, il est vrai, à prouver qu'un mode de production libre existe en réalité; aucunes d'elles, malheureusement, ne présente le caractère de rigoureuse exactitude que la science moderne a le devoir d'exiger. Wissozky (3), Van Beneden (4), Weissmann (5) ont

(1) *Vergl. Unters. über Entw. dicot. Keime.*
(2) *Ueber Epithelregeneration und sogenannte Freiekernbildung.*
(3) *Ueber das Eosin als R'agens auf Hæmaglobin, etc.*, 1877.
(4) *Recherches sur les Dieyémiens*, 1876.
(5) *Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwickelungsvorgänge in Insecteuei, 1882.*

admis un mode de formation semblable dans différents cas; ce dernier toutefois admit plus tard que dans l'œuf tous les noyaux proviennent de la multiplication du noyau primitif.

Nous devons donc nous contenter d'admettre, pour le moment, la seule *possibilité* d'une genèse libre du noyau. On n'en connaît aucun exemple chez les végétaux.

Mais nos connaissances sur les destinées du noyau et sur sa fin sont mieux arrêtées. Le noyau peut disparaître de plusieurs façons : 1° par destruction complète; 2° en se fusionnant avec d'autres noyaux; 3° il peut disparaître en se diffusant dans le protoplasma ambiant. Dans ce cas, pas plus que dans le précédent, sa substance et ses propriétés ne sont détruites.

La destruction complète du noyau a lieu dans les vieilles cellules qui sont destinées à disparaître ou à remplir désormais un rôle simplement mécanique. Cependant nous avons vu que le noyau disparaissait dans certaines cellules, les tubes grillagés par exemple, alors que longtemps encore le protoplasma conservait sa vitalité, et nous avons fait connaître l'explication donnée par Strasburger de ce phénomène. Avant de se détruire, le noyau se fragmente souvent, et il ne faut pas confondre cette sorte d'émiettement de la substance nucléaire, signe d'une perte considérable de vitalité et d'une disparition prochaine, avec la division directe sur laquelle nous avons insisté ailleurs. Un bon exemple de cette destruction des noyaux nous est fourni par le suspenseur de l'embryon des Légumineuses. Dans cet organe, d'après Strasburger (1) et M. Guignard (2), les noyaux se multiplient d'abord activement par voie indirecte; mais à ce processus succède une fragmentation

(1) *Zellb. und Zellt.*, p. 26 et suiv.
(2) Embryogénie des Légumineuses.

pure et simple. « Ces faits, dit M. Guignard, montrent que les deux modes successifs de partition ont une cause toute différente, la division normale se faisant aux dépens du protoplasma ambiant, la fragmentation étant un phénomène de sénilité, une évolution propre du noyau. »

Les cas de fusion de deux ou plusieurs noyaux sont liés à des phénomènes spéciaux et surtout à la fécondation; les traits en sont identiques dans l'ensemble des êtres vivants. La fécondation chez les animaux présente la pénétration intime de deux corps dont l'un est évidemment le noyau de la cellule femelle, l'autre le noyau, seul ou accompagné de protoplasma, de l'élément mâle. La fécondation chez les végétaux permet d'observer un phénomène tout semblable.

D'après Strasburger, nous pourrions citer encore ici l'union de tout le contenu de l'œuf fécondé, chez les Floridées, avec la *cellule auxiliaire* et la fusion complète de leurs deux noyaux, union très comparable à une véritable copulation, et dont le résultat est de communiquer à cette cellule auxiliaire la propriété que possède ailleurs l'œuf lui-même de produire des spores; l'interprétation physiologique de ces cas particuliers ne paraît pas encore aussi simple qu'on pourrait le désirer.

La diffusion du noyau dans le protoplasma de la cellule est en général liée aussi aux phénomènes de la reproduction. Dans bien des cas, chez les végétaux inférieurs, on peut observer directement l'union des deux protoplasmas et des deux noyaux pendant l'acte de la fécondation. Il n'en est pas de même chez les Phanérogames dont l'élément mâle n'affecte pas la forme d'un anthérozoïde, mais bien d'une cellule, pourvue d'une membrane à travers laquelle doit s'épancher l'élément fécondateur. Nous avons vu que que c'était là un point d'observation très délicat et très difficile encore. Le noyau disparaît dans le tube pollinique; sa substance se diffuse probablement dans le contenu proto-

plasmique et passe avec lui dans l'œuf où elle reprend son individualité sous la forme du noyau mâle.

En résumé, on le voit, l'observation du phénomène *intime* de la fécondation est des plus difficiles ; les documents nous manquent pour essayer de poser la loi générale de la fusion des substances mâle et femelle ; les faits dont nous possédons la connaissance exacte ne sont pas encore assez nombreux pour permettre l'ébauche même d'un travail synthétique.

TROISIÈME PARTIE.

CHAPITRE X.

ROLE DU NOYAU DANS LA DIVISION CELLULAIRE, DANS LA FORMATION DES SPORES ET DES ÉLÉMENTS SEXUELS, DANS L'ACTE DE LA FÉCONDATION CHEZ LES ANIMAUX ET LES PLANTES.

L'existence du noyau est, nous l'avons vu, si générale qu'on peut considérer son absence comme une véritable exception, peut-être même comme une exception simplement apparente, la substance nucléaire étant peut-être alors uniformément répandue dans le protoplasma ; si l'on considère, en outre, combien les phénomènes dont la cellule est le siège sont généralement en relation étroite avec les métamorphoses subies par le noyau, on sera conduit à se demander quel est le rôle dévolu à ce dernier dans la vie de la cellule. On comprendra sans peine l'importance de cette question, si l'on réfléchit que le protoplasma cellulaire est la seule partie vivante de l'animal et de la plante et que les phénomènes si complexes et si divers dont l'étude constitue le domaine de la physiologie ne sont après tout que la somme du travail accomplie par un certain nombre de ces organismes élémentaires plus ou moins différenciés eux-mêmes à l'égard les uns des autres.

Cependant à cette question, comme à presque toutes celles qui se rattachent aux phénomènes les plus intimes de la vie, nous ne pouvons répondre encore que par des hypothèses plus ou moins probables. Nous nous contenterons donc de résumer ici, pour chacune des principales fonctions de l'organisme animal ou végétal, les données qui ont actuellement cours dans la science et nous renverrons pour l'étude plus détaillée de chacune d'elles aux ouvrages spéciaux. Nous allons jeter successivement un coup-d'œil rapide sur le rôle du noyau dans la production et la division des cellules, la formation des spores et les éléments sexuels, enfin, sur la fécondation et les phénomènes qui en sont la conséquence immédiate.

Du rôle du noyau dans la formation et la division de la cellule. — Ce que nous avons dit dans les chapitres précédents au sujet du noyau nous dispensera d'entrer ici dans de longs détails.

Nous savons qu'en général, la division de la cellule succède à celle du noyau ou s'accomplit d'une façon concomitante. Chez les animaux, la division cellulaire peut succéder à la division directe du noyau ; chez les plantes, la cellule ne se divise qu'après sa division indirecte, ou du moins aucune observation n'est encore venue démontrer le contraire. Mais ces deux phénomènes sont-ils toujours dépendants l'un de l'autre ? Nous avons vu que certaines cellules qui ne laissent voir aucun noyau ne s'en multiplient pas moins avec activité au sein des liquides nourriciers, et c'est là déjà un premier argument contre l'opinion qui tend à attribuer au noyau un rôle prépondérant.

On peut admettre toutefois, ce que l'observation a souvent directement confirmé, que la substance du noyau existe réellement dans ces cellules, mais qu'elle y est en quelque

sorte diffuse et uniformément répandue dans le protoplasma cellulaire. Les cas où le noyau existant normalement dans une cellule, le contenu de cette dernière se divise d'une façon plus ou moins indépendante, nous semblent bien plus propres à prouver que le protoplasma possède réellement en lui-même une activité spéciale. Nous avons signalé ailleurs les phénomènes remarquables de bourgeonnement observés chez certains Protozoaires; nous n'y reviendrons pas ici, nous nous contenterons de rapporter les faits signalés par Strasburger chez l'*Anthoceros* et l'*Isoetes*, faits bien propres à démontrer que dans certains cas au moins, des masses différenciées de protoplasma peuvent se comporter à l'égard du contenu cellulaire absolument de la même façon que le noyau, dont le rôle devient alors secondaire.

Dans les cellules-mères des spores d'*Anthoceros*, on voit d'abord un corps protoplasmique amylifère, que Strasburger désigne comme un chromatophore, se diviser en deux, puis en quatre fragments avant que le noyau n'éprouve le moindre changement. Entre ces masses protoplasmiques persistent des filaments connectifs absolument comparables à ceux qu'on voit normalement relier les deux moitiés d'un noyau divisé. Le nombre de ces filaments augmente, et c'est sur leur trajet, entre les quatre nouveaux chromatophores, qu'apparaissent les plaques cellulaires et plus tard les cloisons cellulosiques qui doivent compléter la division de la cellule-mère. Plus tard seulement le noyau se divise avec les phénomènes caractéristiques de la karyokinèse et par deux bipartitions successives ; mais les filaments connectifs et la plaque cellulaire ébauchés sur leur trajet s'effacent sans retour, et les noyaux-filles viennent se porter chacun dans une des masses protoplasmiques destinées à devenir des cellules complètes.

Dans les cellules-mères des microspores des *Isoetes*, tout se passe comme à l'ordinaire, et les cloisons cellulosiques se forment entre les quatre noyaux dérivant du noyau primitif : il n'en est pas de même dans les cellules-mères des macrospores de ces mêmes végétaux. Ici le protoplasma se divise tout d'abord, par deux bipartitions successives, en quatre masses qui se disposent en tétraèdres, tandis que le noyau n'a subi encore aucun changement. C'est entre ces masses protoplasmiques que se montrent les filaments connectifs, et sur le trajet de ces derniers que se constituent les cloisons cellulaires. Ce phénomène est donc tout à fait comparable à celui qu'on observe chez l'*Anthoceros* (1).

Nous sommes par conséquent contraints d'admettre provisoirement ce simple fait, *qu'en général le contenu cellulaire se divise concurremment avec le noyau ou après ce dernier.* D'ailleurs, ainsi que nous avons eu l'occasion de l'indiquer déjà, le noyau semble devoir remplir dans la cellule une autre fonction, d'après Strasburger. Ce botaniste voit la preuve de ce fait dans sa persistance au sein d'éléments qui ne doivent subir aucune division ultérieure, tels que les cellules d'albumen et autres tissus de réserve. Johow a démontré la présence des noyaux dans diverses sortes de cellules sécrétantes, telles que cellules à cristaux, à mucilage, à résine et à tannin. Nous savons déjà que les grandes cellules laticifères des Urticées, Euphorbiacées, Asclépiadées, etc., recèlent de nombreux noyaux en voie de multiplication active, sans jamais se diviser elles-mêmes. Strasburger en a constaté la présence dans les cellules ligneuses amylifères de l'*Evonymus latifolius*, tandis que ces mêmes cellules dépourvues d'amidon n'en présentaient aucun indice.

(1) Strasburger, *Zellb. und Zellth.*, p. 161 et suiv., p 345. — *Ueber der Theilungsvorgang desZellkerns*, p. 106.

De l'ensemble de tous ces faits, et d'un certain nombre d'autres signalés par lui-même, par Schmitz, Pringsheim, etc., Strasburger conclut que le rôle du noyau est surtout *de régénérer le protoplasma au fur et à mesure que ce dernier est employé à engendrer les divers produits qui naissent dans la cellule*, tels que hydrates de carbone, amidon, cellulose, etc. Les tubes grillagés perdent, il est vrai, leur noyau de bonne heure, bien que le protoplasma y demeure parfaitement vivant et animé de mouvements internes, ainsi que l'ont observé Russow et Schmidt. Cette exception apparente s'explique aisément, d'après Strasburger, par ce fait que dans ces vaisseaux destinés uniquement à jouer le rôle de conducteur, la régénération et l'augmentation du protoplasma n'a pas lieu.

L'apparition d'une cloison cellulosique entre les deux parties d'une cellule divisée ne se rattache à l'histoire du noyau que d'une façon indirecte. Ce n'est là que le dernier stade d'un phénomène qui débute par les métamorphoses du noyau, et peut-être par un changement dans l'état moléculaire du protoplasma. Ce stade ultime peut d'ailleurs ne pas être atteint, et alors, comme on l'observe dans beaucoup de cas, les filaments connectifs et la plaque cellulaire n'ont qu'une existence éphémère. Quand la division de la cellule doit être complète, les filaments achromatiques qui unissent les deux jeunes noyaux se multiplient et leur ensemble offre l'aspect d'un fuseau, d'un cylindre, d'un tonneau suivant l'étendue des pôles dont ils émanent et leur éloignement de l'équateur. Bientôt, sur leur trajet et dans leur région équatoriale, se montre la *plaque cellulaire*, disque granuleux qui précède toujours l'apparition de la cloison.

Les granulations qui constituent la plaque cellulaire avaient été d'abord considérées par Strasburger comme constituées par une substance ternaire voisine de l'amidon

et de la cellulose (1); il reconnut dans la suite leur nature protéique (2). Elle se constitue aux dépens des microsomes des filaments achromatiques, microsomes qui se fusionnent, dans le plan de l'équateur, en corpuscules plus volumineux. Plus tard, la substance fondamentale même des filaments se gonfle autour de ces derniers et les soude en un disque où leur individualité s'efface peu à peu. Enfin, la cloison prend naissance au milieu de la plaque cellulaire par suite d'une décomposition chimique de la substance protéique. Peut-être cette transformation chimique s'effectue-t-elle d'une façon successive; car, dans certains cas, on a pu constater une coloration en bleu des granulations de la plaque cellulaire par les solutions iodées. Quoi qu'il en soit, il résulte des données précises de Strasburger, que la plaque cellulaire est tout d'abord de nature protoplasmique, et que c'est le protoplasma qui est chargé d'élaborer sur place la cellulose destinée à former la cloison comme il élabore celui qui forme l'enveloppe de la cellule.

La nature des filaments connectifs nouvellement apparus est absolument la même que celle des filaments achromatiques du fuseau, et nous avons dit déjà que, pour certains auteurs, tels que Heuser, les filaments connectifs et ceux du fuseau nucléaire ne constituent pas deux formations distinctes. Quoi qu'il en soit à cet égard, la cloison cellulosique peut apparaître d'une manière successive ou simultanée, suivant que l'ensemble fusiforme ou lenticulaire formé par les filaments achromatiques occupe la largeur ou une partie seulement de la cavité cellulaire. Dans ce dernier cas, la lentille se déplace dans la cavité cellulaire, et la plaque granuleuse qui précède l'apparition de la cloison se forme succes-

(1) *Zellb. und Zellth.*, p. 342.
(2) *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute*, p. 172.

sivement sur son trajet. Si son apparition débute au centre, elle se raccorde plus tard avec les parois latérales, et la cloison se forme par voie centrifuge. Si la plaque cellulaire débute latéralement pour s'étendre ensuite vers le centre, puis sur les côtés opposés, sa formation est dite unilatérale.

S'appuyant sur les faits qui viennent d'être rapportés, M. Treub (1) attribue aux jeunes noyaux une influence directe dans la formation de la cloison cellulaire; il combat certaines données fournies par Strasburger, d'après lequel, dans quelques cas au moins, la plaque cellulaire formée sur le trajet des filaments du tonneau serait complétée par un anneau cellulosique s'élevant à partir de la paroi. Toujours, dit-il, « la plaque cellulaire formée dans le tonneau entre les deux jeunes noyaux s'accroît par ses bords jusqu'à ce que de tous les côtés elle touche à la paroi de la cellule. » Cette conclusion ne peut être acceptée d'une manière absolue, puisque nous savons que parfois le noyau est entièrement étranger à la formation de la cloison cellulaire. Dans tous les cas, il est permis d'affirmer que chez les végétaux, cette dernière est constituée par voie de transformation chimique au sein d'une lame de substance protéique, et que cette dernière se constitue sur le trajet de filaments réunissant soit deux noyaux, soit deux corps protoplasmiques résultant d'une bipartition.

Chez les animaux, la cellule se divise toujours ou à peu près toujours, par étranglement; il ne pourrait donc être ici question de la formation d'une cloison comparable à celle qui apparaît dans les cellules végétales. Toutefois on ne saurait rapporter à autre chose qu'à une plaque cellulaire l'ensemble de ces granulations qui se montrent dans la région équatoriale sur le trajet des filaments connectifs, et

(1) Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales.

qui ont été décrites par un grand nombre d'auteurs (Schneider, Balbiani, Bütschli, Mayzel, etc.), surtout dans les œufs.

Van Beneden a décrit dans la division du germe chez les Dicyémiens (1), un phénomène que Strasburger (2) croit pouvoir comparer à ce qui se passe chez les plantes. On voit en effet apparaître une plaque cellulaire très nette; mais bientôt le protoplasma s'étrangle, de sorte que, d'après Flemming (3), ce fait est bien plus comparable à ce qu'on observe chez la Salamandre, mais avec un étranglement plus prononcé du protoplasma.

Pour ce qui est du noyau dans la formation cellulaire libre, c'est-à-dire par condensation du protoplasma autour de noyaux apparus librement, et indépendamment de toute division, nous nous contenterons de rappeler ce que nous avons dit ailleurs. Ce mode de production est possible, mais il n'est confirmé par aucun fait certain.

Rôle du noyau dans la formation des éléments de reproduction asexuelle ou sexuelle chez les plantes. — Formation de l'albumen. — Pour la formation des spores chez les Cryptogames, le rôle du noyau est à peu près le même que dans la division cellulaire ordinaire ; mais le faible volume des objets en rend souvent l'observation difficile. Presque toujours, à l'aide de grossissements et de réactifs appropriés, on peut apercevoir un noyau dans chaque spore ou zoospore, et il est logique d'admettre que ces noyaux dérivent par bipartitions successives du noyau primitif de la cellule-mère.

(1) Recherches sur les *Dicyémiens*, Bruxelles, 1876.
(2) *Zellb. und Zellth.* p. 301.
(3) *Zellsubst. Kern und Zellth.*, p. 251.

Quelques exemples suffiront pour faire comprendre la marche générale du phénomène.

Dans l'Oospore de l'*Achlya polyandra*, on voit dans l'oogone encore jeune, de nombrenx noyaux, et le protoplasma se divise ensuite en des sortes de pelotes dont chacune englobe un certain nombre de ces derniers ; ces masses protoplasmiques ne sont autres que des oosphères ou œufs non fécondés encore. Après la fécondation, on voit leurs noyaux se fusionner successivement, jusqu'à ce qu'il n'existe plus dans l'œuf qu'un noyau ; ce dernier y occupe définitivement une position excentrique. Dans les zoospores des *Achlya*, on peut constater la présence de petits noyaux; ces derniers se sont montrés déjà dans les zoosporanges, et c'est autour de chacun d'eux que s'est amassé le protoplasma destiné à former chacun des zoospores.

Strasburger a étudié et décrit d'une manière spéciale la formation des spores chez les *Cladophora*. Dans les cellules où ces derniers doivent prendre naissance, on voit se former, dans le réseau vert qui en tapisse la paroi, des masses protoplasmiques à peu près équidistantes, autour de chacune desquelles se groupent des grains d'amidon, de manière à figurer des sortes d'étoiles Au milieu de chaque étoile on voit un espace clair au centre duquel se montre un noyau. Les granulations d'amidon s'ordonnent alors radiairement autour du centre de chacune de ces pelotes qui ne sont plus en relation les unes avec les autres que par des traînées protoplasmiques. Plus tard, les amas étoilés de protoplasma se séparent de la paroi, et se concentrent vers le milieu de la cellule en un corps mamelonné; ils restent néanmoins séparés les uns des autres par des zones granuleuses. Leur partie proéminente devient alors plus étroite et plus aiguë, du protoplasma incolore s'y accumule, et bientôt on y voit apparaître des cils. Les zoospores ainsi constitués tour-

nent vers l'extérieur leur extrémité antérieure, tandis qu'elles sont encore étroitement en contact par leur partie postérieure. Plus tard, elles se séparent les unes des autres, et sortent de la cellule qui leur a donné naissance. A l'état adulte, plusieurs d'entre elles laissent apercevoir clairement leur noyau *(Cladophora lætevirens)*.

Les zoospores des *Vaucheria* offrent une structure qui mérite d'être signalée. D'après Schmitz, la striation qu'on remarque dans leur couche périphérique est due à la présence d'un grand nombre de noyaux à chacun desquels correspond une paire de cils vibratiles. Ces organismes devraient donc être considérés comme une sorte de colonie, bien plutôt que comme une cellule simple.

Nous ne multiplierons pas davantage ces exemples d'où il nous paraît résulter que chez les Thallophytes, lors de la formation des œufs ou des spores, le noyau de la cellule-mère se divise, et chacun des éléments renferme un ou plusieurs des noyaux résultant de cette partition.

La formation des anthérozoïdes chez les Cryptogames vasculaires présente relativement à ce processus une divergence remarquable. Les éléments fécondateurs y affectent, on le sait, la forme d'un ruban protoplasmique, enroulé sur lui-même en forme de spirale. Leur portion antérieure est munie de cils vibratiles, tandis qu'à leur partie postérieure adhère une vésicule à contenu granuleux qu'ils traînent après eux pendant leur période de mouvement. On n'observe d'ailleurs dans le ruban qui les constitue aucune trace d'organisation. Strasburger a étudié leur mode de formation chez un certain nombre de Cryptogames.

Pendant la formation de l'anthérozoïde, on n'aperçoit plus aucune trace du noyau de la cellule-mère, et Schmidt admet qu'il a été employé à former le corps de l'élément fécondateur, le protoplasma cellulaire n'en constituant que

la partie antérieure pourvue de cils. Strasburger (1) admet au contraire que la substance nucléaire s'est tout d'abord diffusée dans le protoplasma, et a par conséquent perdu son individualité. Quant à la vésicule granuleuse que l'anthérozoïde traîne après lui, elle n'en serait pas une partie intégrante, puisque celui-ci peut s'en débarrasser à un instant donné sans rien perdre de son activité, ni de sa faculté fécondatrice. Elle représenterait seulement une portion du contenu cellulaire qui se serait amassée au centre de la cellule-mère, et autour de laquelle le protoplasma uni à la substance du noyau se serait organisé en un ruban spiralé. Chez le *Marsilia*, tout le protoplasma n'est pas utilisé. Chez le *Chara fœtida*, d'après Strasburger, cette dissolution du noyau s'effectuerait d'une façon très nette pendant la formation même de l'anthérozoïde. Dans les cellules-mères des anthérozoïdes de cette espèce, le noyau est excentrique et très volumineux. « Le plasma cellulaire commence à s'organiser en un ruban qui suit la paroi extérieure libre. Cette différenciation débute sur le côté de la paroi opposée au noyau ; mais elle atteint bientôt ce dernier qui est englobé dans cette formation. Dès cet instant on ne peut plus reconnaître aucune trace du noyau ; on ne voit plus qu'un ruban protoplasmique épais, dont les replis spiralés occupent la moitié de la hauteur de la cellule. »

Pour ce qui est de la formation de l'œuf chez les Cryptogames supérieures, on peut prendre pour exemple les Fougères. Le noyau d'une cellule superficielle du prothalle s'y divise en deux, le protoplasma se condense autour des deux nouveaux noyaux, et une cloison cellulosique apparaît. La cellule terminale se divise en quatre autres éléments diposés en rosette, et ces derniers se

(1) *Zellth. und Zellb.*, p. 95-99.

divisent à leur tour en quatre étages de cellules superposées qui constituent le *col de l'archégone*. La cellule qu'elle surmonte se divise à son tour en *une cellule* dite *du canal*, destinée à s'insinuer bientôt entre les cellules du col qu'elle écarte, et à se transformer en une sorte de gelée et une cellule inférieure qui n'est autre que l'*Oosphère*. C'est encore de la même manière que l'œuf se constitue chez les Gymnospermes. Dans ces divers cas, le noyau ne se comporte pas autrement que dans les cas ordinaires de division cellulaire.

Nous avons suffisamment insisté sur la manière dont se comporte le noyau dans la formation des spores chez les Cryptogames supérieures et des grains de pollen chez les Phanérogames, pour que nous puissions nous dispenser de donner ici de nouveaux détails. Rappelons seulement que dans les utricules-mères polliniques de la plupart des Monocotylédones, dans les cellules-mères des microspores d'*Isoetes*, etc., les cloisons cellulosiques apparaissent successivement après la double bipartition du noyau, tandis que chez quelques Monocotylédones, et chez toutes les Dycotylédones observées, les cloisons se montrent simultanément entre les quatre noyaux des grains de pollen résultant d'une même cellule-mère. Il en est de même dans les cellules-mères des spores des *Ophioglossum*, *Equisetum*, *Pellia*, etc.

La formation de l'œuf chez les Phanérogames nous offre un exemple remarquable d'une division préalable d'un noyau cellulaire suivi d'une fusion de deux des noyaux-filles résultant de cette bipartition. Chez les Angiospermes, le noyau du sac embryonnaire se divise d'abord en deux autres qui se montrent bientôt chacun à l'une des extrémités de la cellule. Ces derniers ne tardent pas à subir eux-mêmes une double bipartition ; il résulte de ce processus que le sac embryonnaire contient alors huit noyaux, disposés en deux groupes de quatre, situés l'un dans la région micropylaire, l'autre

dans la région chalazienne du sac embryonnaire. Autour des trois noyaux du premier groupe les plus rapprochés de la voûte formée par le nucelle, se condense du protoplasma, d'où résulte la formation de trois cellules nues. Parmi ces dernières, les deux plus voisines de la surface de l'ovule sont destinées simplement à transmettre à l'œuf l'élément fécondateur qu'elles reçoivent du tube pollinique : ce sont les Synergides. La troisième cellule n'est autre que cet œuf lui-même, l'Oosphère, d'où va naître bientôt une plante nouvelle. Quant aux noyaux de l'autre tétrade, ils se comportent à peu près comme ceux du groupe micropylaire : les trois plus rapprochés de la paroi du sac embryonnaire s'entourent de protoplasma plus dense, et constituent trois cellules qui ne tardent même pas à s'envelopper d'une membrane cellulosique délicate : ce sont les *vésicules antipodes* dont l'existence est éphémère et le rôle très peu connu. Quant aux deux autres noyaux appartenant chacun à une tétrade, et demeurés libres dans le protoplasma, ils se rapprochent l'un de l'autre, arrivent au contact, et se fusionnent enfin en un noyau unique, le noyau secondaire ou définitif du sac embryonnaire. C'est ce dernier qui, par des divisions successives, donne naissance à l'albumen.

Cette marche des phénomènes peut être considérée comme le processus typique ; on y trouve des modifications assez nombreuses il est vrai, mais peu importantes au fond, et dans le détail desquels nous ne saurions entrer (1). Chez les Gymnospermes comme chez les Angiospermes, on voit apparaître au sommet du nucelle une cellule plus grande que les autres dont le noyau ne tarde pas à se diviser ; mais la division continue ici sans s'arrêter jusqu'à ce que toute la

(1) Strasburger, *Befruchtung und Zelltheilung*. — *Ueber Zelltheilung und Zellbildung*. — *Angiospermen und Gymnospermen*. — Guignard, *Embyogénie des Légumineuses, etc.*

paroi du sac embryonnaire soit revêtue d'une double assise de noyaux. Alors, entre ceux-ci, apparaissent des filaments achromatiques qui les relient les uns aux autres; les plaques cellulaires, puis des cloisons cellulosiques apparaissent entre eux. Tel est le début de l'*endosperme* chez les Cycadées et les Conifères. Les cellules endospermiques se divisent ensuite de telle sorte que le parenchyme ainsi formé occupe bientôt toute la cavité du sac embryonnaire. Cependant vers le sommet de ce dernier, un certain nombre de ces cellules ont cessé de bonne heure de se cloisonner, et se font remarquer par leur volume plus considérable ; ce sont les *corpuscules*, qui ne tardent pas à se diviser eux-mêmes en deux cellules superposées : la supérieure demeure simple et se partage elle-même en quatre cellules formant une sorte de rosette. Le noyau de la cellule inférieure se divise bientôt à son tour en deux autres; le supérieur s'entoure d'une masse de protoplasma, et s'isole par une cloison transversale; ainsi se constitue la cellule dite *du Canal* dont l'existence est transitoire. Le noyau inférieur devient alors le noyau de l'œuf non fécondé. Ce processus est, on le voit, presque identique à celui qui, chez les Cryptogames supérieures, amène la formation de l'archégone et de l'oosphère.

Chez les Angiospermes, l'albumen résulte toujours d'une multiplication répétée de noyaux dérivant du noyau définitif du sac embryonnaire, et se forme après la fécondation. Les noyaux se multiplient librement et simultanément contre la paroi du sac embryonnaire, qui se montre alors revêtu d'une couche protoplasmique contenant de nombreux noyaux. Plus tard seulement, des filaments connectifs se montrent entre ces derniers, des plaques cellulaires se forment sur leur trajet, et lorsque l'albumen doit arriver à sa constitution définitive, des cloisons cellulosiques sont

sécrétées entre chaque noyau. La formation de ce parenchyme progresse ensuite de la périphérie vers le centre par division des noyaux et formation de cloisons successives.

Rôle du noyau dans la fécondation chez les végétaux. — Chez les Cryptogames, la fécondation consiste partout essentiellement dans la fusion de deux cellules, protoplasma à protoplasma, noyau à noyau. Le noyau définitif de l'œuf résulte du mélange intime de la substance nucléaire mâle avec la substance du noyau femelle. Chez les Cryptogames vasculaires, on voit la première apparaître dans le protoplasma de l'oosphère (*noyau mâle*), et s'avancer progressivement vers le noyau de l'œuf (*noyau femelle*) pour s'y confondre entièrement.

Nous ne saurions décrire ici les procédés si variés par lesquels s'effectue l'acte de la fécondation chez les Thallophytes. Que la fécondation soit directe, c'est-à-dire que la cellule qui reçoit l'élément mâle devienne l'œuf, ou que la fécondation soit indirecte, c'est-à-dire que l'influence fécondatrice soit transmise à l'élément destiné à devenir l'œuf, indirectement par le moyen d'une *cellule auxiliaire*, il est probable qu'il y a partout fusion des protoplasmas et des deux substances nucléaires.

Nous insisterons un peu plus longuement sur la fécondation chez les Phanérogames ; ce n'est pas qu'elle s'y manifeste avec une netteté plus grande, mais les phénomènes qu'on y constate paraissent ne pas y revêtir les formes variées qu'ils présentent chez les Cryptogames.

Chez les Angiospermes, le noyau du grain de pollen se divise en deux autres, inégaux le plus souvent, qui ne sont pas séparés par une cloison. Pendant la germination du pollen, les deux noyaux pénètrent successivement dans le tube pollinique, le plus gros d'abord, puis

le plus petit dont l'existence est de courte durée; le grand noyau, qu'on peut nommer noyau du tube pollinique, devient alors de moins en moins distinct et finit par se diffuser complètement dans le protoplasma granuleux. L'une des synergides présente à ce moment un changement remarquable; son contenu se trouble, sa vacuole et son noyau disparaissent; elle se contracte légèrement et devient plus fortement réfringente. L'oosphère ne tarde pas elle-même à subir l'influence qui lui est indirectement transmise par la synergide, une membrane légère apparaît à sa surface, tandis que la synergide perd ses contours et disparaît peu à peu. A ce moment apparaît dans le protoplasma de l'œuf un noyau nouveau, le noyau mâle qui n'est probablement autre chose que la substance nucléaire du tube pollinique après s'être dissoute pour pénétrer à travers la synergide jusque dans l'élément femelle, elle se condenserait de nouveau et reprendrait son individualité une fois parvenue au sein de ce dernier. Alors, comme chez les Cryptogames supérieures, on voit le *noyau mâle* se fusionner peu à peu avec le noyau propre de l'oosphère ou *noyau femelle*. Pendant quelque temps encore la composition double du noyau résultant de cette copulation se révèle par la présence de deux nucléoles, mais bientôt ces derniers se confondent à leur tour ; ainsi se trouve constitué le noyau définitif de l'œuf désormais capable de donner naissance à une plante nouvelle.

Le phénomène est essentiellement le même chez les Gymnospermes; les divergences ne portent guère que sur des détails. Dans tous les cas, les dispositions qui amènent ici la fécondation offrent avec celles qu'on observe chez les Cryptogames supérieures des rapports très frappants. Le grain de pollen se divise en deux cellules-filles dont l'une dite *cellule végétative* ne prend aucune part à l'acte fécondateur. L'autre, au contraire, s'allonge en un tube pollinique

qui vient se mettre en contact avec les *corpuscules*. Déjà chez ces derniers la cellule du col a pénétré entre les cellules de la rosette, et s'y est réduite en un globule mucilagineux dont l'effet est de distendre le canal qui surmonte l'oosphère. Pendant que la cellule active du grain de pollen émet son tube pollinique, son noyau se divise, et les deux nouveaux noyaux se portent en même temps que le protoplasma à l'extrémité du tube pollinique. Tandis que ce dernier pénètre à travers le canal jusqu'au contact de l'oosphère, ces deux noyaux se dissolvent de la même manière que l'unique noyau qui persiste à l'extrémité du tube pollinique chez les Angiospermes; mais l'oosphère est ici fécondée directement: le protoplasma de l'élément mâle s'unit directement à celui de l'œuf, tandis que sa substance nucléaire reparaît dans le protoplasma de l'oosphère sous la forme de *noyau mâle*. La fusion de ce dernier avec le noyau femelle s'effectue absolument de la même façon que chez les Angiospermes. Il y a lieu de remarquer encore que lorsque, comme chez les Cupressinées, les corpuscules sont très rapprochés l'un de l'autre, le tube pollinique émet à son extrémité des branches dont chacune pénètre dans le col d'un de ces corpuscules, de telle sorte qu'un même grain de pollen féconde toutes les oosphères d'un même ovule.

On le voit, les différences qu'on observe entre les Angiospermes et les Gymnospermes sont secondaires en ce qui touche au phénomène intime de la fécondation. On peut les résumer ainsi :

Chez les Angiospermes, les noyaux qui pénètrent à l'extrémité du tube pollinique, résultent d'une seule et unique bipartition subie par le noyau du grain de pollen, et l'action fécondante s'exerce sur l'oosphère indirectement, par l'intermédiaire des synergides. Chez les Gymnospermes, les noyaux qui pénètrent dans le tube pollinique dérivent du

noyau du grain de pollen par une double partition, et l'action fécondante se transmet directement à l'œuf sans l'intervention d'une cellule auxiliaire, ainsi qu'on l'observe chez les Cryptogames supérieures.

Ainsi dans tous les cas où le phénomène a pu être exactement observé, la fécondation s'est toujours montrée comme le résultat d'une fusion de deux cellules, protoplasma à protoplasma, noyau à noyau. Chez les Cryptogames supérieures, d'après Strasburger, comme chez les Phanérogames, la substance nucléaire de l'élément mâle perd son individualité à un instant donné pour reparaître ensuite dans l'œuf comme *noyau mâle*.

Il importe peu d'ailleurs, pour le sujet qui nous occupe, que la cellule fécondante parvienne à l'œuf par diffusion à travers les parois du tube pollinique, ou qu'elle y parvienne en vertu de sa mobilité propre sous forme d'un anthérozoïde.

Formation des Spermatozoïdes et de l'œuf chez les animaux. — Nous ne pouvons naturellement qu'effleurer ici les questions si délicates et si débattues encore relatives à l'origine des éléments reproducteurs chez les êtres organisés, à la fécondation et à la sexualité. Chacune d'elle offre un vaste champ aux hypothèses; il est permis de prévoir cependant que plus les progrès de la science étendront le domaine de nos connaissances, plus nous verrons s'effacer les divergences qui semblent séparer encore les deux règnes organiques. Il n'y a pas deux sortes d'éléments fécondateurs, ni deux sortes de sexualité, mais simplement une différenciation plus ou moins profonde des éléments, et des variations dans la forme en rapport avec les conditions diverses dans lesquelles ils doivent agir.

Trois opinions ont été ou sont encore soutenues sur le

rôle que jouent les diverses parties de la cellule dans la constitution du spermatozoïde : 1° Les uns, avec Kœlliker, ont considéré le noyau comme en étant l'origine exclusive ; 2° pour d'autres, tels que Balbiani, le protoplasma cellulaire seul prendrait part à leur formation ; 3° pour d'autres enfin, tels que Semper, La Valette St-Georges, Sertoli, M. Duval, M. Sabatier, etc., le spermatozoïde serait constitué tout à la fois par le noyau et le protoplasma de la cellule-mère. Disons un mot des diverses manières dont ces auteurs ont interprété ce phénomène.

En 1846, Kœlliker admettait que les spermatozoïdes se forment aux dépens du contenu des noyaux libres dans des cellules spéciales qu'il nommait *Kystes spermatiques* ; en 1856, il compléta ses observations antérieures par l'étude des Mammifères, des oiseaux et des Batraciens, et admit que le noyau tout entier entre dans la constitution de l'élément fécondateur. — La nature cellulaire de ce dernier fut par contre soutenue par Reichert, Leuckart, Aukermann, Funke, Schweigger-Seidel.

Pour Semper, qui étudia l'évolution des spermatozoïdes chez les Plagiostomes, on voit apparaître tout d'abord dans l'organe mâle un *ovule primitif*, semblable à celui qui, chez la femelle, donnera plus tard naissance à l'œuf, entouré de cellules périphériques. Mais l'ovule primitif se résorbe bientôt, et il en résulte une *ampoule* ou cavité dans laquelle les cellules périphériques s'allongent, tandis que leurs noyaux se multiplient activement. Du protoplasma s'amasse autour de ces derniers ; ainsi se constituent les cellules-mères des spermatozoïdes ou *spermatoblastes*. Dans chacun de ces derniers se constitue un spermatozoïde, la tête aux dépens du noyau, le filament caudal aux dépens du protoplasma. Les spermatozoïdes restent groupés en faisceaux, chacun de ces

derniers demeurant fixés à un corps particulier, décrit par Semper sous le nom de corps *problématique*.

Pour La Valette St-Georges, les spermatozoïdes naissent dans un amas cellulaire spécial ou *spermatocyste*. Le noyau de leur cellule-mère en forme la tête, et le protoplasma le filament caudal. La même opinion a été défendue par Neumann, par Owjanikow et récemment encore (1877-78), par Sertoli.

D'après Balbiani (1) chez les vertébrés inférieurs, l'ovule primitif, entouré de cellules périphériques, émet des bourgeons dont chacun est rempli par un noyau volumineux. Mais les cellules épithéliales qui l'environnent bourgeonnent à leur tour, et ces prolongements se soudent à ceux de l'ovule. Le résultat de cette sorte de copulation est un bourgeonnement plus actif encore des prolongements épithéliaux. Chaque bourgeon nouveau est une cellule-mère, pourvue de son noyau ; mais ce dernier ne joue qu'un rôle tout à fait secondaire dans la formation du spermatozoïde. Celui-ci naît aux dépens d'un corps protoplasmique ou *globule céphalique* qui apparaît à côté du noyau, d'une façon tout à fait indépendante. Quant à l'ovule primitif, il disparaît totalement, tandis que les noyaux des bourgeons ovulaires persistent et constituent les *corps problématiques* de Semper. Chez les Vertébrés supérieurs, « tout le processus de la formation des spermatozoïdes se réduit à un phénomène de bourgeonnement de cellules épithéliales des canaux séminifères des testicules, phénomènes dont les différentes phases se succèdent dans l'ordre suivant : 1° formation de petits bourgeons cellulaires à la surface des jeunes cellules épithéliales ; 2° grossissement et multiplication de ces bourgeons ou *cellules séminales primaires* qui donnent ainsi naissance à un amas

(1) Leçons sur la génération des vertébrés, 1879.

de cellules-filles se rattachant par un axe commun à la cellule-mère épithéliale ; les dernières cellules-filles ainsi produites sont les *cellules de développement* des spermatozoïdes. » Quant au noyau, son rôle, d'après Balbiani, n'est pas prépondérant ; il a toujours disparu au moment de la formation du spermatozoïde. La queue apparaît d'abord au sein du protoplasma, puis la tête se constitue aux dépens d'un globule réfringent, comme chez les Vertébrés inférieurs.

M. Mathias Duval représente la troisième manière de voir; il a étudié la spermatogénèse chez un certain nombre d'animaux. Voici comment il la décrit chez les Mollusques gastéropodes. Dans la glande hermaphrodite de ces animaux existent des *ovules mâles* et des *ovules femelles*. Dans les premiers se forment, par voie endogène, autour du noyau principal, de nombreux petits noyaux. Puis la *cellule-mère* ou *ovule mâle* émet un grand nombre de bourgeons ou *spermatoblastes* dans chacun desquels est contenu l'un des petits noyaux. Dans chaque spermatoblaste apparaît, d'une manière indépendante, un corps granuleux ou *corspuscule céphalique* qui devient la tête du spermatozoïde ; quant au filament caudal de ce dernier, il apparaîtrait au sein du protaplasma par une sorte de différenciation de la substance; le noyau pâlit, et tout le spermatoblaste s'allonge, tandis que son contenu paraît se fondre et disparaître peu à peu le long du spermatozoïde. Enfin, la cellule-mère primitive se réduit presque à son noyau pâli et déformé, auquel les spermatozoïdes se montrent encore attachés en faisceaux par leur partie céphalique. Le corpuscule céphalique n'a pu être trouvé partout par M. Mathias Duval, chez les Insectes et la Grenouille en particulier, et cet auteur a dû modifier ses premières idées en quelques points. Chez la grenouille, par exemple, il admet que l'ovule mâle donne naissance par

segmentation et multiplication du noyau à des *Kystes spermatiques* dont les noyaux deviennent directement les têtes des spermatozoïdes.

Pour M. Sabatier, chez les Annélides, le Lombric, etc., et chez les Vertébrés, les spermatozoïdes ne proviendraient pas de la première génération de cellules provenant de la prolifération de la cellule-mère. Celle-ci, qu'il nomme *protoblastophore*, donne naissance, par voie endogène, à de nombreux noyaux dont chacun se porte dans un des bourgeons émis par la cellule-mère. Cet ensemble constitue un *polyblaste* (*protopolyblaste*), et chaque bourgeon est un *protospermoblaste*. Celui-ci bourgeonnant à son tour, se transforme en *deutopolyblaste*, et les bourgeons de deuxième génération au *deutospermoblaste* donnent chacun naissance à un spermatozoïde. Quant au noyau, il constituerait la tête du spermatozoïde, comme l'admet M. Mathias Duval chez la grenouille. « Chez l'*Arion rufus* notamment, dit M. Sabatier (1), j'ai vu des spermatozoïdes à divers degrés de développement. Tous étaient formés par une extrémité centrale attachée au blastophore, et ayant un noyau et un nucléole très évidents dans les périodes peu avancées du développement. Plus tard, le nucléole disparaissait et il ne restait qu'un noyau entouré d'une légère couche de protoplasma en forme de serpette et constituant la tête. »

Nous ne pouvons aborder l'histoire de la spermatogénèse chez les Invertébrés sans sortir du cadre de notre travail. Les données que possède la science à cet égard sont d'ailleurs trop peu certaines encore pour que nous songions à en donner un aperçu général. Nous nous contenterons de conclure des derniers travaux que nous venons de signaler sur la spermatogénèse chez les vertébrés, qu'ici encore c'est très

(1) Rev. des Sc. nat., mars 1882, p. 236.

vraisemblablement, dans le protoplasma, que l'on doit rechercher le facteur principal.

Fécondation chez les animaux. — Le phénomène de la fécondation est précédé dans l'œuf d'un changement qui le mûrit en quelque sorte et le prépare à recevoir l'influence du spermatozoïde. Certains histologistes ont admis que le noyau de l'œuf (*vésicule germinative*) disparaît d'abord, ou perd tout au moins son individualité et disparaît dans le protoplasma. Les travaux plus récents de Bütschli, Hertwig, H. Fol, etc., nous ont appris qu'il s'agit ici, non d'une disposition réelle, ni d'une diffusion du noyau, mais bien d'une division indirecte semblable à ce que nous avons précédemment décrit, mais avec expulsion d'un des produits de cette bipartition. Le noyau se divise avec les métamorphoses ordinaires de sa substance, et l'on voit rayonner autour des deux noyaux-filles ces traînées protoplasmiques dont nous avons déjà si souvent parlé : c'est là ce que H. Fol désigne sous le nom d'*Amphiaster*. L'ensemble ainsi formé s'est rapproché de la surface de l'ovule, et bientôt l'un des noyaux-filles est expulsé. Ce processus peut être comparé à une véritable division cellulaire, mais dont les deux produits seraient de grandeur très inégale. Le noyau qui sort ainsi, entouré d'une portion du protoplasma de l'œuf, est désigné par Robin sous le nom de *globule polaire* et par Van Beneden par celui de *globule directeur*, parce qu'il se montre toujours dans le plan de la première segmentation de l'œuf fécondé ; pour H. Fol, ce ne serait là qu'une substance inutile dont l'œuf se débarrasserait préalablement, d'où le nom de *corpuscule de rebut* par lequel le désigne cet observateur.

Dans bien des cas un ou plusieurs autres globules polaires

sont encore expulsés avant que l'œuf atteigne son état définitif. Strasburger (1) essaye de rapprocher ce fait de celui que nous voyons s'accomplir dans l'élément femelle chez un grand nombre de Cryptogames et chez les Gymnospermes. Chez beaucoup d'Algues, en effet (les *Vaucheria* par exemple), on voit sortir une petite quantité de protoplasma, tandis que l'oosphère se constitue au milieu de l'oogone; mais l'analogie est bien plus frappante encore entre l'œuf des animaux et celui des Cryptogames vasculaires, des Conifères et des Cycadées, où l'on voit l'oosphère séparer, avant d'arriver à maturité parfaite, ce que l'on désigne habituellement sous le nom de *cellule du canal*. Hertwig fait remarquer combien la marche du phénomène chez ces végétaux ressemble à celui dont l'œuf des Hirudinées est le siège. D'ailleurs, pour Strasburger, cette sorte de sélection ou d'épuration qu'éprouve l'élément sexuel se produit aussi dans la formation de l'anthérozoïde, et serait d'autant plus prononcée que la plante est plus élevée en organisation. Nulle chez la plupart des *Spirogyra*, elle apparaît chez le *S. Heeriana* où les éléments sexuels commencent à se différencier. Elle atteint un haut degré chez les Cryptogames vasculaires où l'anthérozoïde traîne après lui une vésicule qui représente une partie du contenu de la cellule-mère. Chez le *Marsilia*, une portion du protoplasma de la cellule femelle demeure sans emploi; chez le *Salvinia*, une partie de la substance est expulsée avant l'arrivée de l'*anthérozoïde*, etc. Enfin, on peut rapporter à cet ordre de phénomènes la division que subit le noyau des grains de pollen chez les Phanérogames et la formation de la cellule dite *végétative*.

Ces rapprochements offrent sans doute un haut intérêt;

(1) *Ueber Befruchtung und Zelltheilung.*

ils méritent d'autant plus notre attention que leur confirmation serait un argument nouveau en faveur de l'unité du règne organique. On ne doit cependant les admettre qu'avec de grandes réserves, tant qu'on n'aura pas pénétré plus avant dans la connaissance de l'acte de la fécondation.

Les observations concordantes d'une foule d'auteurs ont montré que l'expulsion des globules polaires est un fait des plus généraux. Toutefois, d'après certains observateurs, Balbiani entre autres, on aurait confondu sous ce nom de *globules polaires* des formations qui ne sont pas toujours homologues et dont le rôle serait loin d'être partout le même. Parmi ces dernières, les unes sont définitivement expulsées de l'œuf et désormais inutiles, les autres seraient reprises par lui, et entreraient dans la constitution de l'embryon : c'est ce qui aurait particulièrement lieu chez les Insectes. Weissmann confirme les données de Balbiani en ce qui concerne les larves de *Chironomus*. Il résulterait même des observations de M. Giard sur le *Rhizostoma Cuvieri*, de M. Sabatier sur les Mollusques, que cette expulsion pourrait se faire indépendamment de toute division nucléaire, avec ou sans métamorphoses, par un simple rejet d'une partie du protoplasma.

Le noyau qui reste dans l'œuf après l'expulsion du dernier globule polaire était autrefois désigné sous le nom de noyau de la *première sphère de segmentation* ou de *premier noyau de segmentation* Van Beneden le nomme *pronucléus femelle*. Hertwig *noyau de l'œuf*. L'élément de l'œuf est prêt alors à être fécondé. Comment s'accomplit cet acte? Très vraisemblablement d'une façon identique à ce qui a lieu chez les végétaux où la sexualité est le mieux accentuée; quant à l'essence même du phénomène, elle nous est inconnue. Flemming croit pouvoir le résumer par ces mots:

« Le noyau de segmentation est le résultat de la fusion de la chromatine d'un corps nucléaire (*Kerngebildes*) mâle

et d'un corps nucléaire femelle (1). » Rien pourtant ne prouve que le phénomène soit aussi simple, et que la chromatine soit le siège ultime de cette action du spermatozoïde sur l'œuf; il faudrait pour cela démontrer la nature exclusivement nucléaire du spermatozoïde, et sa pénétration directe dans le noyau définitif de l'œuf. Or, nous avons vu combien les opinions sont divergentes au sujet de la formation de l'élément mâle. Pour ce qui est du sort ultérieur du spermatozoïde dans l'œuf, les avis ne sont pas moins dissemblables.

Quoi qu'il en soit, seul ou combiné avec une certaine quantité de protoplasma, le spermatozoïde constitue le *pronucléus mâle* de Van Beneden. Ce pronucléus devient bientôt le centre d'un aster (*Aster mâle* de H. Fol), tandis qu'autour du pronucléus femelle apparaît un second aster.

L'aster mâle, pendant la fécondation, est peu à peu poussé vers le noyau femelle, comme si son centre d'attraction se portait en dedans de lui. Après la disparition complète du spermatozoïde, les deux asters persistent autour du nucléus définitif et indiquent déjà les deux pôles du fuseau de segmentation.

Il est donc très probable que chez les animaux, comme chez les plantes, le protoplasma n'est pas étranger à l'acte de la fécondation. Peut-être en est-il l'agent essentiel et immédiat, et le noyau mâle ne joue-t-il, pour ainsi dire, à l'égard du principe fécondant, que le rôle d'un agent de transport. Nous n'entrerons pas plus loin dans le domaine des hypothèses. Il nous a suffi d'exposer les faits tels qu'ils ressortent des données les plus récentes ; on voit que bien des points restent encore à éclaircir, et qu'il serait téméraire de vouloir établir des conclusions d'une manière affirmative.

(1) *Beiträge zur Kenntniss der Zelle.* p. 34. — *Zellsubst. Kern. und Zelltheilung*, p. 295

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS.

L'existence du noyau est intimement liée à celle du protoplasma, dont le noyau est une partie distincte, profondément différenciée, remplissant dans les phénomènes vitaux des fonctions essentielles.

Le noyau est beaucoup plus indépendant de la cellule qu'on ne le croyait autrefois, et la notion de l'individualité cellulaire telle qu'on la concevait il y a quelques années, doit être modifiée. Il est, en effet, des cas nombreux où le noyau se multiplie abondamment sans donner lieu à la formation de cellules nouvelles; inversement, il existe des cellules où l'on n'a pas observé de noyaux, quelques-unes même où l'on n'a pu reconnaître aucune des substances constitutives du noyau.

Le noyau est un corps complexe, formé d'une membrane délicate qui le sépare du protoplasma ambiant, et que remplit un liquide; dans ce liquide se trouvent une charpente de substance très réfringente, constituant le réseau, le filament, ou le peloton filamenteux, et les nucléoles, corpuscules parfois isolés, souvent multiples, très analogues par leurs propriétés physiques à la charpente nucléaire.

La charpente nucléaire a tantôt la forme d'un réseau, tantôt celle d'un filament enroulé et pelotonné; ces deux formes peuvent se succéder dans une même cellule. Elle est formée 1° de corpuscules très réfringents, à réactions spéciales, qui ont valu à la matière qui les forme le nom de *chromatine* ; 2° d'une substance intermédiaire, le *hyaloplasma.*

Les nucléoles, isolés ou multiples, font peut-être défaut parfois. Leur substance est distincte à certains égards, de la substance de la charpente nucléaire. Les nucléoles semblent pouvoir être considérés comme des sortes de réserves nutritives pour la charpente nucléaire. On y observe souvent des nucléolules et des vacuoles.

La membrane nucléaire existe, au moins presque toujours, autour du noyau. Elle dérive du protoplasma cellulaire; creusée de pores suivant les uns, elle est imperforée pour d'autres, auquel cas il faut admettre des échanges osmotiques entre le noyau et le protoplasma ambiant.

Le suc nucléaire subit des réactions différentes de celles qui caractérisent la charpente nucléaire et la chromatine; elle est aussi moins réfringente.

Nous avons résumé à plusieurs reprises les phénomènes qui président à la division dite indirecte du noyau chez les animaux (pages 103 et 143) nous avons constaté qu'ils sont essentiellement les mêmes chez tous les êtres vivants. On ne doit donc pas s'étonner que la naissance, l'évolution et la mort du noyau passent par les mêmes phases générales ; les différences tendent à s'effacer de plus en plus entre les deux règnes vivants.

Nous avons essayé de comparer les principales données de la science sur les problèmes les plus délicats du développement des tissus, de l'évolution des organes reproducteurs asexués et sexués, de la fécondation dans les deux règnes ; nous avons pu reconnaître, qu'indépendamment des interprétations très diverses, les traits essentiels d'un même phénomène sont les mêmes chez les animaux et chez les végétaux.

Nous trouvons beaucoup moins d'accord, lorsqu'il s'agit de déterminer les traits de l'histoire du noyau qui échappent à nos moyens actuels d'observation.

Quelle idée, par exemple, pouvons-nous nous faire de l'importance physiologique du noyau ? Devons-nous, avec Hanstein, le considérer comme le centre de toute activité vitale, le siège unique de la sensibilité, le point de départ de toute action dans la cellule, ou bien devons-nous, avec Flemming, Strasburger, etc., ne voir dans ce corps qu'un élément important sans doute, mais non absolument essentiel à la vie de la cellule ? Il est hors de doute, nous l'avons vu, que le protoplasma est le siège d'une activité réelle, qui peut se manifester même indépendamment du noyau. Plus s'accroît le nombre des observations, et plus fréquents deviennent les cas où l'on a pu saisir dans le protoplasma les premiers changements subis par la cellule. Il n'est donc pas improbable que le noyau remplisse dans la cellule des fonctions de nutrition que lui attribue Strasburger ; cette manière de voir expliquerait d'une façon très naturelle sa division presque toujours concomitante de celle du protoplasma, sa présence dans certaines cellules qui n'ont plus qu'un rôle peu actif à remplir dans l'économie de l'organisme ; nous comprendrions pourquoi dans certains cas le protoplasma cellulaire peut agir sans son concours.

Nous sommes contraints, dès que nous abordons le domaine de la physiologie du noyau, de nous en tenir à des hypothèses actuellement indémontrables, dont les méthodes scientifiques rigoureuses ne peuvent encore tenir compte.

En terminant, je me fais un devoir de témoigner ma vive gratitude à M. L. Guignard, chargé de cours à la Faculté des Sciences de Lyon. La part qu'il a prise à l'ensemble du

débat engagé depuis quelques années sur le noyau, l'autorité qu'il s'y est acquise, me font apprécier comme ils le méritent les conseils qu'il m'a prodigués pendant la rédaction de ce travail. Je le prie de vouloir bien agréer le témoignage de ma reconnaissance.

FIN

BIBLIOGRAPHIE.

Comme nous l'avons dit au début de ce travail, nous avons, de parti pris, négligé de citer ici un grand nombre de publications relatives au noyau ; M. Flemming a, dans un travail récent que nous avons souvent cité, publié un index bibliographique aussi méthodique que complet (Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, Leipzig, 1882); nous nous sommes donc contenté de signaler ici les publications auxquelles les travaux les plus récents donnent une importance particulière, et celles surtout qui sont postérieures au mémoire de M. Flemming.

Arnold J. — Ueber feinere Structur d. Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen, *Virch. Archiv.* 1879, t. 77

Auerbach L. — Organologische Studien, Breslau, 1874.

Balbiani. — Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus, *Zool. Anzeiger*, 1881. — *Compt Rend.*, 30 oct. 1876. — Leçons sur la Génération des Vertébrés, 1879.

Van Bambeke Ch. — Sur la présence du noyau dans l'œuf des poissons osseux, *Bull. de la Soc. de Médec de Gand*, 1873.

Baranetzky. — Die Kerntheilung in d. Pollenmutterzellen einig. Tradescantien, *Bot. Zeit*, 1880, p. 241.

Van Beneden E. — Recherches sur l'embryogénie du lapin, *Arch. de Biologie*, 1880. — Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, 1870. — Recherches sur les Dicyémides, Bruxelles, 1876. *Bull. Acad. royale de Belgique*, 1875. — Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire, *Ibid.* 1876.

Blomfield. — The Development of Spermatozoa, *Quarterl. Journ. of micr. Science*, jul. 1881.

Brandt A. — Ueber active Formveränderungen des Kernkörperchens, *Archiv. f. mikr. Anat*, t. 10, p. 505.

Chatin J. — Recherches pour servir à l'histoire du noyau dans l'épithélium nutritif des Batraciens, 1883.

Duval Mathias. — Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes Pulmonés *Rev. des Sc. nat. de Montpellier*, 1878. — Etude sur la spermatogénèse chez la Paludine vivipare, *ibid.* 1878. — Recherches sur la spermatogénèse de la Grenouille, *ibid.*, 1880.

Eberth C. J. — Zur Kenntniss d. feineren Baues der Flimmerepithelien. *Virch. Archiv.*, t. 35. 1866, p. 477.

Eimer Th. — Untersuchungen über die Eier der Reptilien, *Archiv. f. mikr. Anat.* t. 8, 1872. — *Ibid.* t. 11, 1875. — *Ibid*, t. 14, 1877.

Elfving Fr. — Studien üb. d. Pollenkörner d. Angiospermen, *Ienaische Zeitschr.* t. 13, 1879.

Flemming. W. — Ueber d. ersten Entwicklungsverbindungen am Ei der Teichmuschel, *Arch. f. mikr. Anatom.* t. 10, p. 257. — Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden, *Sitzgsb. d. Wien Akad. d. Wiss.*, 1875. — Zur Kenntniss d. Zellkerns, *Centrblatt f. d. med. Wiss.*, 1877. — Ueber d. Verhalten d. Kerns b. d. Zelltheilung und üb. d. Bedeutung mehrkerniger Zellen, *Virch. Archiv.*, t. 77, 1879 — Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, Leipzig, 1882. — Ueber die Eifurchung d. Ascaris nigrovenosæ, 1876.

Fol H. — Sur les phénomènes intimes de la division cellulaire. *Compt. Rend.*, 1876. — Sur les phénomènes intimes de la fécondation. *Compt. Rend* 1877. — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. *Mém de la Soc. de phys. et d'hist. nat de Genève*, t. 26, 1879.

Frommann C. — Ueber d. Structur d. Knorpenzellen v. Salamandra maculosa, *Sitzgsber. d. Ienaich Gesell. f. Med. und Naturw.* 1879. — Beobachtungen über Structur und Bewegungserscheinungen d. Pflanzenzellen. Iena, 1880.

Gaule J. — Das Flimmeripthel von Aricia fœtida. *Arch. f. Anat. und Physiol.*, 1881, p. 153.

Guignard L. — Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses *Ann. Sc nat. Bot.*, 6e sér. t 21. 1881.— Sur le sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes, *Revue d. Sc. natur. de Montpellier*, 1882. — Développement de l'anthère et du pollen des Orchidées, *Ann. d. Sc. nat. Bot.*, 6e Sér., t. 14, 1882.— *Compt. Rend.* 10 sept. 1883. — Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux. *Ann. d. Sc. natur. Bot.* 6e Sér., t. 17, 1884.

Hegelmaier. — Zur Embryogenie und Endespermentwicklung von Lupinus, *Bot. Zeit.* 1880.

Heitzmann J. — Untersuchungen üb. d. Pretoplasma, *Sitzgsber d Kais. Akad. d. Wiss. z. Wien*, 1873. — Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz in Thierkörper, *ibid.*

Henneguy L.-F. — Sur la division cellulaire ou Cytodiérèse, *Assoc. franç. pour l'avanc. d. Sciences*, 1882. — *Compt. Rend.* 6 mars 1882.

Hertwig O. — Beiträge z. Kenntniss d. Bildung, Befruchtung und Theilung d. thier. Eies, *Morphol. Iahrb.* 1875.

Heuser. — Beobachtungen über d. Zellkerntheilung, *Botan. Centralblatt, t. 17,* 1883.

Johow Fr. — Untersuchungen über Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen, *Inaug. Dissert.* Bonn, 1880.— Die Zellkerne von Chara, *Bot. Zeit.*, 1881.

Kassel. — Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungspreducte; Strasbourg, 1881.

Kleinenberg N. — Hydra, ein anat.-entwickl-geschicht. Untersuchung, 1872.

Klein E. — Ein Beitrag z. Kenntniss d. Structur. d. Zellkerns, *Centralblatt f. med. Wiss.*, 1879.

Loos P.-A. — Ueber d. Eiweissdrüsen in Eileiter der Amphibien und Vögel, *Inaug. Dissert.*, Leipzig, 1881.

Macfarlane. — The Structure and Division of the vegetable Celle, *Transact. bot. of Edimbourg*, t. 14, 1881.

Marchi. — Beobachtungen über Wimperepithel, *Archiv. f. mikr. Anat.*, 1866.

Mark E. L. — Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris. *Bull. of t. Museum of compar. Zoolog.* Cambridge, Massach. 1879.

Martin W.-A. — Zur Kenntniss d. indirecten Kerntheilung, *Virch. Archiv.* t. 86, 1881.

Mellinck. — Over de Ontwikkeling van den Kiemsak bej Angiospermen, Leide, 1880.

Miescher. — Die Spermatozoen einig. Wirbelthieren, *Verhandl. d. naturf. Gesell. zu Basel*, t. 6, 1874. — Ueber d. chem. Zusammensetzung d. Eiterzellen, *Botan. Abhandl.* t. 4, 1880.

Nussbaum M. — Ueber d. Bau und d. Thätigkeit d. Drüsen, *Archiv. f. mikr. Anat.*, 1882. — Zur Differenzirung d. Geschlechts im Thierreich, *ibid.*, 1880. — Ein Beitrag z. Lehre von d. Flimmerbewegung, *ibid.*, 1878.

Peremeschko. — Ueber d. Theilung d. Zellen, *Centrblatt f. d. med. Wiss.*, 1878. — *Archiv. f. mikr. Anat.* 1879 et 1880. — Zur Frage über d. Theilung d. Zellenkerns, *Biolog. Centrblatt*, 1881.

Pfitzner W. — Die Leydig'schen Schleimzellen in d. Epidermis d. Larve von Salamandra, *Inaug. Dissert.* Kiel, 1879 — Ueber d. feineren Bau d. bei d. Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirung d. Zellkerns, *Merphol. Iahrb.* t. 7, 1881.

Reinke. — Qualitative und quantitative Analyse von Pflanzen und Pflanzentheilen, *Bot. Zeit.* 1880.

Reinke und Rodewald — Studien über d. Protoplasma, *Unters. aus d. bot. Labor.* Göttingue, 1881.

Retzius. — Zur Kenntniss vom Bau d. Zellkerns, *Biolog. Unters.* Stockholm et Leipzig, 1881.

Sabatier A. — De la Spermatogénèse chez les Annélides, *Revue des Sc. nat. de Montpellier*, 1882.

Schenk S.-L. — Bildung d. homogenen Zwischensubstanz am Eichen d. Wirbellosen, *Mittheil. an d. embryol. Institut*, Wien, 1882.

Schleicher W. — Ueber d. Theilungsprocess d. Knorpelzellen, *Centrblatt f. d. med. Wiss.*, 1878. Die Knorpelzelltheilung, *Archiv. f. mikr. Anatom.*, 1876.

Schmitz Fr. — Beobachtungen über d. vielkernig. Zellen d. Siphonocladiaceen, Halle, 1879. — Ueber d. Bau d. Zellen bei d. Siphonocladiaceen, Bonn. 1879. — Untersuchungen über d. Zellkerne d. Thallophyten, *ibid.* — Untersuchungen über d. Structur des Protoplasmas und d. Zellkerne d. Pflanzenzellen, 1880.

Schwalbe G. — Bemerkungen über d Kern. d. Ganglienzellen, *Ienaisch Zeitsch.* t. 10.

Soltwedel F. — Freie Zellbildung im Embryosack d. Angiospermen, etc; *Ienaisch-Zeitsch.* t. 15, 1881.

Strasburger E. — Zellbildung und Zelltheilung, 3e édition, 1880. — Ueber Embryogenie von Lupinus, *Bot. Zeit.*, 1880. — Ueber d. Bau und d. Wachsthum d. Zellhäute, Iena, 1882. — Ueber d Theilungsvorgang d. Zellkerne und d. Verhältniss d. Kerntheilung zur Zelltheilung, Bonn, 1882. — Die Controversen d. indirecten Kerntheilung, Bonn, 1884.

Tangl E. — Die Kern und Zelltheilung bei d. Bildung der Pollens von Hemerocallis, *Denkschrift d. Wien Akad. de Wissensch.* 1882.

Treub M. — Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. *Acad. roy. néerland. des Sciences*, 1878. — Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. *Arch. néerland.*, t. 15, 1879; *Compt. Rend.* 1er sept. 1879. — Recherches sur l'embryogénie de quelques Orchidées. *Acad. roy. néerland. des Sciences*. 1879.

Weismann A. — Beiträge zur Kenntniss d. ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei, Bonn, 1882.

Zacharias E, — Ueber d. chemische Beschaffenheit d. Zellkerns. *Bot. Zeit*, t. 39, 1881.

Zalewski — Ueber d. Kerntheilung in d. Pollenmutterzellen einig. Liliaceen. *Bot. Zeit.*, 1882.

TABLE DES MATIÈRES

TROISIÈME PARTIE.

ROLE DU NOYAU.

